Luiz Roberto de Oliveira Fontes

CUPINS NEOTROPICAIS DA SUBFAMÍLIA NASUTITERMITINAE (Isoptera, Termitidae): MORFOLOGIA DO SOLDADO E DAS MANDÍBULAS DO ALADO E OPERÁRIO, ANATOMIA DO TUBO DIGESTIVO DO OPERÁRIO E FILOGENIA DOS GÊNEROS

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de DOUTOR EM CIÊNCIAS na Área de Zoologia

São Paulo

1987

Ao meu saudoso mestre, Renato Araujo

ã minha compreensiva mulher, Solange

ao meu pequeno cupim, Cristiano

dedico os mẽritos deste trabalho

AGRADECIMENTOS

Apoio financeiro para a realização do presente estudo foi obtido das seguintes instituições: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, Proc. 81/0064-6 e 82/0346-4), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Proc. 40.0499/82 e 40.3596/82) e Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal do Ensino Superior (CAPES, Bolsa de Demanda Social 1984-1985, por intermédio do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da USP).

Parte dos espécimes estudados provêm das coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e British Museum (Natural History).

A Nelson Papavero, orientador, por sua amizade, incentivo e críticas.

A Celuta H. Paganelli e Sergio A. Vanin, pela contribuição no início das construções filogenéticas.

A Solange M.F. Ribeiro, pelas críticas ao texto e apoio na confecção de ilustrações.

A Helena, pela datilografia de todo o texto e montagem da tese.

A Teresa, pelo esmero na reprodução xerográfica.

A todos os que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho, o meu

MUITO OBRIGADO!

RESUMO

Este trabalho apresenta um estudo dos 31 gêneros neotropicais de Nasutitermitinae. Incluem-se aspectos proeminentes da morfologia do soldado, anatomia do tubo digestivo do operário, e morfologia das mandíbulas do alado e operário. Propõe-se uma filogenia para os gêneros neotropicais.

O estudo da morfologia do soldado inclui detalhes da estrutura da cabeça (tamanho, formato, mandíbulas, pilosidade, pós-mento, pós-clípeo, labro, número de artículos antenais), notos torácicos e pernas anteriores, e uma breve revisão do polimorfismo dessa casta. O comprimento do nariz permite reconhecer 3 categorias morfológicas de soldados mandibulados (com nariz curto, médio e longo). A evolução da defesa química expressa-se pelo alongamento do nariz em 1 ou 2 linhagens evolutivas principais; a arma mandibular desenvolveu-se, a partir do padrão cortante ancestral, nos aprimorados padrões puncionante e vestigial. O ancestral das mandíbulas vestigiais é incerto. Outras tendências evolutivas são representadas pelo encurtamento da cápsula cefálica e pós-mento, verticalização do pós-clípeo, e redução no número de artículos antenais. Também, soldados dos gêneros filogeneticamente mais antigos são comumente maiores e mais lentos do que os dos gêneros mais recentes.

O estudo do tubo digestivo do operário inclui o enrolamento e a morfologia dos componentes. Cinco padrões morfológicos são reconhecidos entre os gêneros neotropicais (padrões **Syntermes**, **Nasutitermes**, **Convexitermes**, **Cyranotermes** e **Angularitermes**). A anatomia intestinal mostrou-se fundamental para a taxonomia e filogenia dos Nasutitermitinae, principalmente o segmento misto e o primeiro segmento proctodeal. A evolução do segmento misto é complexa. Basicamente, nos gêneros com soldados mandibulados ocorre redução no número de linguetas mesentéricas (de 2 para 1) e rotação do segmento misto em torno de seu eixo axial, deslocando a lingueta mesentérica da posição interna ao arco intestinal (plesiomorfia) para a posição externa; completa tubulização ou encurtamento do segmento misto também podem ocorrer. Nos gêneros nasutos o segmento misto é tubular e pode ser secundariamente reduzido ou mesmo desaparecer, ou pode apresentar alongamento acompanhado da simultânea constricção proximal da lingueta mesentérica. O segmento misto parece ter surgido uma única vez na evolução dos Termiti-

dae: ele não se originou por prolongamento de tecido mesentérico sobre o proctodeo, como classicamente se admite, mas, inversamente, por perda de tecido mesentérico e expansão do proctodeo, com o conseqüente encurtamento do mesêntero tubular. A evolução do primeiro segmento proctodeal resultou em sua completa tubulização nos gêneros nasutos, a partir da condição dilatada ancestral presente nos gêneros mandibulados. Também, esse segmento se alongou gradual e espetacularmente nos gêneros com intestino de padrão morfológico **Nasutitermes**.

A pesquisa da morfologia mandibular das castas do alado e operário revelou que dimorfismo mandibular está presente na casta do operário de 12 gêneros: **Syntermes**, **Caetetermes**, **Constrictotermes**, **Diversitermes**, **Velocitermes**, **Obtusitermes**, **Atlantitermes**, **Araujotermes**, **Agnathotermes**, **Coatitermes**, **Subulitermes** e **Convexitermes**. Os operários com "intervalo estreito" e "intervalo amplo" são idênticos sob outros aspectos morfológicos, exceto em **Obtusitermes**. As mandíbulas do "operário com intervalo estreito" são mais adaptadas à alimentação, enquanto as do "operário com intervalo amplo" e do alado são mais semelhantes entre si e evolutivamente mais próximas da condição ancestral. As mandíbulas mostram adaptações para corte, trituração e ingestão de alimento. Quatro padrões morfológicos podem ser reconhecidos, de acordo com as principais especializações mandibulares (padrões cortante, triturante e geófago, e um padrão "intermediário"). Excluído o dimorfismo mandibular, a casta do operário é trimórfica em **Syntermes**, e mono ou dimórfica nos outros gêneros.

Duas filogenias alternativas são apresentadas para os gêneros com soldados mandibulados, e uma para os gêneros com soldados nasutos. Os gêneros com soldados nasutos compõem um grupo monofilético.

ABSTRACT

This work presents a study of the 31 Neotropical genera of Nasutitermitinae. It includes prominent aspects of soldier morphology, anatomy of the worker digestive tube and morphology of the alate and worker mandibles. A phylogeny of the Neotropical genera is proposed.

Study of soldier morphology includes details of head structure (size, shape, mandibles, pilosity, postmentum, postclypeus, labrum, number of antennal articles), thoracic nota and forelegs, and a brief revision of polymorphism of the soldier caste. Length of nose enables recognition of 3 morphological categories of mandibulate soldiers (with short, medium and long nose). Evolution of the chemical defense is expressed by elongation of the nose in 1 or 2 main evolutive lines; the mandibular armoury developed from the ancestral cutting pattern to the aprimorated piercing and vestigial patterns. The ancestor of the vestigial mandibles is uncertain. Other evolutive trends are the shortening of the head capsule and postmentum, verticalization of the postclypeus, and reduction in the number of antennal articles. Also, soldiers of the phylogenetically older genera are usually larger and slower than advanced soldiers.

Study of the worker digestive tube includes coiling and morphology of components. Five morphological patterns are recognized among the Neotropical genera (patterns **Syntermes**, **Nasutitermes**, **Convexitermes**, **Cyranotermes** and **Angularitermes**). Gut structure proved to be fundamental for the taxonomy and phylogeny of the Nasutitermitinae, mainly the mixed segment and the first proctodeal segment. Evolution of the mixed segment is complex. Basically, in the genera with mandibulate soldiers there is a reduction in the number of mesenteric bands (from 2 to 1) and an axial rotation of the segment, dislocating the mesenteric band from the inside to the outside of the arched intestine; complete tubulization or shortening of the mixed segment can also occur. In the nasute genera the mixed segment is tubular and can be secondarily reduced or even lost, or it can present simultaneously elongation and proximal constriction of the mesenteric band. The mixed segment seems to have appeared only once in the evolution of the Termitidae: it did not originate by

prolongation of mesenteric tissue over the proctodeum, as classically supposed, but conversely by loss of mesenteric tissue and expansion of the proctodeum, with a consequent shortening of the tubular mesenteron. Evolution of the first proctodeal segment resulted in complete tubulization in the nasute genera, from the ancestral dilated condition presented in the mandibulate genera. Also, it elongated gradually and spectacularly in the genera with the **Nasutitermes** morphological gut pattern.

Research carried on the mandibular morphology of the alate and worker castes revealed that mandibular dimorphism is present in the workers of 12 genera: **Syntermes**, **Caetetermes**, **Constrictotermes**, **Diversitermes**, **Velocitermes**, **Obtusitermes**, **Atlantitermes**, **Araujotermes**, **Agnathotermes**, **Coatitermes**, **Subulitermes** and **Convexitermes**.Workers with "narrow gap" and "broad gap" are identical in other respects, except in **Obtusitermes**. The mandibles of the "worker with narrow gap" show the strongest adaptations for feeding, while those of the "worker with broad gap" and the alate are more similar and evolutively closer to the condition presented by the ancestral. The mandibles have adaptations for cutting, triturating and ingesting food. Four morphological patterns can be recognized, according to the main mandibular especializations (cutting, triturating and soil-feeding patterns, and an "intermediate" pattern). Excluding mandibular dimorphism, the worker caste is trimorphic in **Syntermes**, and mono or dimorphic in the other genera.

Two alternative phylogenies are presented for the genera with mandibulate soldiers, and one for the genera with nasute soldiers. The genera with nasute soldiers compose a monophiletic group.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO

A subfamília Nasutitermitinae é a maior da Ordem Isoptera. Há no Novo Mundo 81 gêneros e cerca de 530 espécies, sendo os Nasutitermitinae representados por 31 gêneros e cerca de 220 espécies (40% do total) (Fontes, 1983, atualizado).

O objetivo deste trabalho é apresentar um estudo comparativo da morfologia do soldado, anatomia do tubo digestivo do operário, e morfologia das mandíbulas do alado e operário de 1 espécie de cada um dos 31 gêneros neotropicais de Nasutitermitinae. Ilustrações do tubo digestivo e mandíbulas do alado e operário foram providas para a totalidade das espécies estudadas. Não houve a preocupação formal de se descreverem todas as estruturas ilustradas, ou de se apresentarem descrições para cada gênero; as ilustrações são, na maioria, suficientemente claras por si, para comparações com outras espécies. Ao final, acrescenta-se uma filogenia para os gêneros neotropicais. Apresenta-se um trabalho sem similar para um grupo taxonômico de Isoptera, e que deverá propiciar o melhor conhecimento da subfamília Nasutitermitinae, a nível mundial.

NOVO TÁXON E

ALTERAÇÕES NOMENCLATURAIS

A espécie de **Caetetermes**, selecionada para estudo, é nova para a ciência e aguarda da descrição.

No decorrer deste estudo tornou-se evidente que as espécies-tipo de **Parvitermes** e **Terrenitermes**, estudadas neste trabalho, são congenéricas. Também, **Parvitermes bacchanalis** Mathews, 1977 é congenérica com **Obtusitermes panamae** Snyder, 1925 (espécie-tipo). Assim, as seguintes alterações nomenclaturais necessitarão ser futuramente propostas:

Parvitermes Emerson, 1925

Terrenitermes Spaeth, 1967. **Sin. n.**

Parvitermes toussainti (Banks, 1919), **comb. n.**

Obtusitermes Snyder, 1924

Obtusitermes bacchanalis (Mathews, 1977), **comb. n.**

TERMINOLOGIA

Detalhes da morfologia do soldado são esclarecidos no respectivo capítulo, quando necessário.

TUBO DIGESTIVO DO OPERÁRIO

As partes do tubo digestivo são denominadas como em Noirot & Noirot-Timothée (1969: 53, 54, 58, 60) e Fontes (apêndice 2, p. 3) (figs. 34-43).

ESTOMODEO ou INTESTINO ANTERIOR. Esôfago (E); papo (P); moela (Mo);valva estomodeal (VE).

MESÊNTERO ou INTESTINO MÉDIO (M). Junção mesêntero-proctodeal: segmento misto (SM); túbulos de Malpighi (T).

PROCTODEO ou INTESTINO POSTERIOR. Primeiro segmento proctodeal (P1); segundo segmento proctodeal ou valva entérica (P2); terceiro segmento segmento proctodeal ou pança (P3), dividida em parte anterior da pança (P3a) e parte posterior da pança (P3p); cólon (C), dividido em cólon proximal (Cp) e cólon distal (Cd); reto (R).

MANDÍBULAS DO ALADO E OPERÁRIO

Cada mandíbula possui um dente apical, dois dentes marginais, e uma região molar basal. As partes das mandíbulas são reconhecidas como em Emerson (1933), com as modificações e adendos providos por Krishna (1968: 265), Sands (1972: 6) e Fontes (1981a: 3-4; 1983a: 188; apêndice 1, p. 4-5).

MANDÍBULA ESQUERDA (Fig. 304). Dente apical (A); primeiro + segundo dente marginal (M1+2); terceiro dente marginal (M3); dente molar (Dm); proeminência molar (Prm), com ou sem estrias.

MANDÍBULA DIREITA (figs. 305-306). Dente apical (A); primeiro dente marginal (M1); segundo dente marginal (M2); placa molar (Plm), com chanfradura basal (cb), par de espessamentos apicais (ea), e com ou sem estrias.

O desenvolvimento do dente apical é expresso pelo índice da mandíbula esquerda (Emerson, 1960: 5-6), definido como a distância linear entre as pontas dos dentes apical e primeiro + segundo marginal dividida pela distância linear entre as pontas dos dentes primeiro + segundo marginal e terceiro marginal.

MÉTODOS

Espécimes foram estudados e desenhados imersos em etanol 80%.

SOLDADO

Algumas mensurações merecem comentários. O comprimento da cabeça foi tomado até o ápice do nariz, quando este ultrapassa anteriormente as mandíbulas,ou até o ápice das mandíbulas alinhadas à frente da cabeça. Para essa medida é importante posicionar corretamente o espécime, evitando alinhar no plano horizontal o nariz, quando este é inclinado para cima (fig. 8). O comprimento do nariz longo, que ultrapassa anteriormente o pós-clípeo, foi tomado linearmente da margem anterior do pós-clípeo ao ápice do nariz. O comprimento da mandíbula é a distância linear do côndilo externo ao ápice (mandíbulas desenvolvidas, figs. 1-16, 29), ou da linha basal ao ápice (mandíbulas vestigiais, figs. 17-28, 30). O comprimento do abdome inclui o metatórax, já que este se

amplia posteriormente em forma cônica e, assim, participa da grande câmara que aloja os órgãos abdominais. O comprimento do abdome é sujeito a razoável variação, em função dos diferentes graus de retração ou distensão de espécimes delicados em preservação alcoólica; escolheram-se espécimes cujo abdome apresentasse a maior distensão, sem sinais de esmagamento.

TUBO DIGESTIVO DO OPERÁRIO

Os espécimes foram dissecados em placa de Petri, com pinça de aço especial previamente afiada. Uma vez extirpados o tegumento abdominal, cordão nervoso, tecido gorduroso e túbulos de Malpighi, o intestino foi imobilizado em placa de Petri parcialmente cheia de areia, para desenho das vistas dorsal, ventral e laterais. A dissecção dos componentes intestinais requer maior habilidade e experiência; é necessário seccionar cuidadosamente o intestino em 2 ou 3 partes, cortando-o com a pinça contra o fundo da placa; pequenos pedaços são imobilizados ou posicionados com micro-alfinetes. A visualização da valva estomodeal e da porção invaginada da valva entérica necessita, respectivamente, esvaziamento do mesêntero e pança. Para tanto, seccionam-se esses segmentos nas proximidades das valvas e pressionam-se, repetidas vezes, os segmentos contra o fundo da placa, expelindo-se o seu conteúdo. A visualização da inserção dos túbulos de Malpighi demanda paciência; é necessário alternar fundos claro e escuro, iluminação direta e indireta, e, não raro, dissecar mais de um espécime.

MANDÍBULAS DO ALADO E OPERÁRIO

O exame das mandíbulas é mais fácil se elas não forem desconectadas da cabeça, mas apenas abertas mediante secção, com pinça afiada, da musculatura que articula internamente cada mandíbula à cabeça. O espécime é então imobilizado em areia, para desenho. As mensurações foram feitas nos rascunhos, que são consideravelmente maiores do que as ilustrações aqui apresentadas. O comprimento da mandíbula é definido como a distância linear da base da região molar à ponta do dente apical.

ANÁLISE FILOGENÉTICA

Utilizou-se a metodologia da sistemática filogenética (Hennig, 1965, 1966). A determinação da polaridade dos caracteres baseou-se no método de comparação com grupos externos (Watrous & Wheeler, 1981).

MATERIAL

Estudou-se uma espécie de cada gênero, sempre que disponível a espécie-tipo. Quando a casta do alado não era disponível para a espécie escolhida, estudou-se o alado de outra espécie, congenérica com a espécie-tipo. A casta do alado não foi obtida para **Angularitermes**, **Coendutermes**, **Ibitermes**, **Obtusitermes**, **Tenuirostritermes** e **Triangularitermes**.

As colônias estudadas provêm das coleções do autor (LRF), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP) e British Museum (Natural History) (BMNH).

Agnathotermes glaber. BRASIL, Estado de Minas Gerais: Curvelo (MZSP 5784, alados, soldados, operários).

Angularitermes orestes. BRASIL, Estado de Minas Gerais: Curvelo (MZSP 5018, soldados, operários).

Araujotermes caissara. BRASIL, Estado de São Paulo: Itanhaém (LRF 0116, soldados, operários); Estado de Santa Catarina: Itapema (MZSP 7685, alados, soldados, operários).

Armitermes euamignathus. BRASIL, Estado de São Paulo: São Simão (LRF 0056, rei, raínha, soldados, operários); São Paulo (MZSP 3056, alados, soldados, operários); Moji-Mirim (LRF 0637, soldados, operários).

Atlantitermes guarinim. BRASIL, Estado de São Paulo: Itanhaém (MZSP 7598 e 7599, 2 reis, 2 raínhas, soldados, operários).

Caetetermes sp. n. BRASIL, Estado de Mato Grosso: Xingu (Parque Indígena)(MZSP 5295, alados, soldados, operários).

Coatitermes clevelandi. BRASIL, Estado de Mato Grosso: 12º49'S, 51º46'W (BMNH B489, alados, soldados, operários).

Coendutermes tucum. BRASIL, Estado de Mato Grosso: Iquê-Juruêna (12º00'S.59º30'W, Estação Ecológica da SEMA) (MZSP 8389, soldados, operários).

Constrictotermes cyphergaster. BRASIL, Estado de Minas Gerais: Francisco Sá (MZSP 5947, soldados, operários); Distrito Federal:Brasília (MZSP 0155, alados,soldados, operários).

Convexitermes sp. BRASIL, Estado de Mato Grosso: Utiariti (Rio Papagaio)(MZSP 8057, soldados, operários). GUIANA: Rio Orenoco (MZSP 3500, alado).

Cornitermes cumulans. BRASIL, Estado de São Paulo: São Paulo (LRF 0384 e 0639, soldados, operários; LRF 0638, alados, soldados, operários).

Cortaritermes silvestrii. BRASIL, Estado de Mato Grosso: Porto Esperança (MZSP 3981, soldados, operários); Distrito Federal: Brasília (LRF 0640, alados, soldados, operários).

Curvitermes odontognathus. BRASIL, Estado de Goiás: Cana Brava (Fazenda Itaúna) (MZSP 7322, soldados, operários). **C.projectidens.** BRASIL, Estado de Rondônia: Vilhena (LRF 0641, alados, soldados, operários).

Cyranotermes timuassu. BRASIL, Estado de Minas Gerais: Bocaiúva (MZSP 5936, soldados, operários); Distrito Federal: Brasília (MZSP 6868, alados, soldados, operários).

Cyrilliotermes cupim. BRASIL, Estado de Minas Gerais: Belo Horizonte (MZSP 4491, alados, soldados, operários), Barbacena (MZSP 5966, soldados, operários).

Diversitermes diversimiles. BRASIL, Estado de São Paulo: Aimorés (MZSP 3054, soldados, operários); Estado de Minas Gerais: Belo Horizonte (MZSP 3028, alados, soldados, operários).

Embiratermes festivellus. BRASIL, Estado de São Paulo: São Simão (LRF 0044, soldados, operários); Pirassununga (LRF 0642, alados, soldados, operários); Estado de Minas Gerais: Araxá (MZSP 5717, soldados, operários).

Ibitermes curupira. BRASIL, Estado de Minas Gerais: Itabira (LRF 0313, soldados, operários).

Labiotermes brevilabius. BRASIL, Estado de São Paulo: Novo Horizonte (MZSP 2652, soldados, operários); Estado do Ceará: Crato (MZSP 6388, alados, soldados, operários).

Nasutitermes corniger. PANAMÁ, Zona do Canal: Frijoles (LRF 0138, alados, soldados, operários; MZSP 1119, soldados, operários).

Obtusitermes bacchanalis. BRASIL, Estado de Mato Grosso: Coxipó (MZSP 6684, soldados, operários).

Paracornitermes emersoni. BRASIL, Estado de Minas Gerais: Poços de Caldas (MZSP 0511 e 0514, alados, soldados, operários).

Parvitermes discolor. PORTO RICO: El Yunque (MZSP 3697, soldado, operários).**P. toussainti**. HAITI: Grand Rivière (BMNH 1968-483, alados, soldados, operários).

Procornitermes lespesii. BRASIL, Estado de São Paulo: Atibaia (MZSP 3862, alados,soldados); São Paulo (LRF 0156, soldados, operários).

Rhynchotermes nasutissimus. BRASIL, Estado de São Paulo: Campinas (MZSP 5351, alados, soldados, operários).

Rotunditermes bragantinus. BRASIL, Estado de Mato Grosso: Sinop (MZSP 7283, soldados, operários). SURINAME (LRF 0643, alados, soldados, operários).

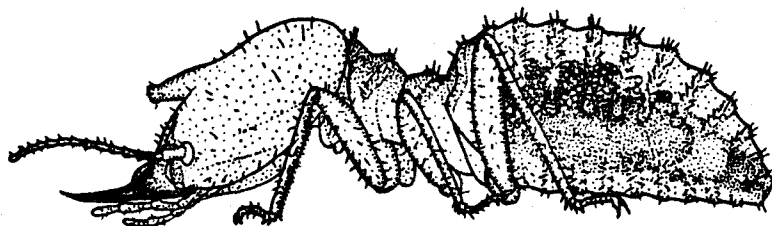
Subulitermes microsoma. BRASIL, Estado de Mato Grosso: Jaraguá (MZSP 3919, alados,soldados, operários); Chapada dos Guimarães (MZSP 6642, soldados, operários).

Syntermes dirus. BRASIL, Estado de São Paulo: São Paulo (MZSP 2997 e 3224, alados, soldados, operários).

Tenuirostritermes tenuirostris. MÉXICO , Jalisco: Tequila (MZSP 3789, soldados, operários).

Triangularitermes triangulariceps. BRASIL, Estado de Mato Grosso (MZSP 1402, soldados, operários).

Velocitermes heteropterus. BRASIL, Estado de São Paulo: São Simão (LRF 0058, soldados, operários); Assis (MZSP 2989, soldados, operários); Santa Ernestina (MZSP 2971, soldados, operários); Estado de Minas Gerais; Paraopeba (MZSP 1904, alados, soldados, operários).

SOLDADO

I. INTRODUÇÃO

O soldado dos Nasutitermitinae é caracterizado pelo desenvolvimento da frente da cabeça sob a forma de um nariz. Este nariz varia de uma simples diferenciação local até um tubo longo, cônico ou cilíndrico, que se projeta bem à frente da cabeça. Invariavelmente, o nariz termina na fontanela, pequena abertura que elimina a secreção da glândula frontal. Esse aparato representa a arma química de defesa dos Nasutitermitinae. A arma de defesa física é representada pelas mandíbulas. As mandíbulas são bem desenvolvidas no soldado de 11 gêneros (soldados mandibulados), sendo que em 6 destes gêneros um nariz bem desenvolvido também está presente. Gêneros com soldados mandibulados são exclusivos da Região Neotropical. Nos demais 20 gêneros neotropicais as mandíbulas do soldado são vestigiais e, portanto, inoperantes na defesa; esta é de natureza estritamente química, através de secreção eliminada pelo longo nariz (soldados nasutos).

O soldado é uma casta tradicionalmente utilizada na taxonomia dos cupins. Dados sobre a morfologia do soldado dos Nasutitermitinae neotropicais encontram-se principalmente nas publicações taxonômicas arroladas no catálogo de Araujo (1977, atualizado por Fontes, 1983b) e nos poucos trabalhos mais recentes (Fontes, 1985a, 1985b; Cancello, 1986; Miller, 1986). As especializações das armas mandibular e química do

soldado dos Nasutitermitinae, de grande valor taxonômico, encontram-se em revisões que abrangem a Ordem Isoptera em geral (Deligne et al., 1981; Mill, 1982; Prestwich, 1984).

II. MORFOLOGIA

1. Padrões mandibulares

Há três padrões básicos de mandíbulas no soldado dos Nasutitermitinae, reconhecidos das proposições prévias da literatura (ver revisão de Prestwich, 1984).

MANDÍBULAS CORTANTES (figs. 1-6, 9-10). As mandíbulas são retilíneas, gradualmente estreitadas distalmente, curvadas para dentro no ápice e afiadas ao longo da borda interna. A base de cada mandíbula é larga, porém a região molar é proporcionalmente pequena. Presentes em **Syntermes**, **Paracornitermes**, **Labiotermes**, **Procornitermes**, **Cornitermes**, **Embiratermes** (algumas espécies, como **E. festivellus**) e, duvidosamente, **Ibitermes** (figs. 11-12).

MANDÍBULAS PUNCIONANTES (figs. 7-8, 13-16, 29). As mandíbulas são curvadas para dentro, delgadas e mais ou menos tubulares distalmente, e afiadas apenas no 1/3 ou 1/4 apical. Podem ser alargadas na base, ou estreitadas e tubulares a partir da base (**Rhynchotermes**, figs. 7-8). Presentes em **Rhynchotermes**, **Embiratermes** (algumas espécies, como **E. neotenicus**), **Cyrilliotermes**, **Armitermes** e **Curvitermes**.

MANDÍBULAS VESTIGIAIS (figs. 1-28, 30). São mandíbulas atrofiadas e que não se cruzam quando fechadas, sendo inoperantes na defesa. A porção denticular ou lâmina mandibular é grandemente reduzida, constituindo a ponta apical, ou mesmo ausente; o lobo basal ostenta uma reduzida região molar. Presentes em todos os soldados nasutos, dos demais 20 gêneros neotropicais.

2. Defesa mandibular e defesa química - padrões de soldados

Quatro padrões de soldados são reconhecidos, de acordo com o desenvolvimento

das mandíbulas e do nariz. Excluído o padrão nasuto típico, tradicionalmente reconhecido, os demais foram criados para incorporar as categorias esporadicamente mencionadas, de modo impreciso, na literatura: soldados com poro frontal avançado (Deligne *et al.*, 1981: 37-40); estágios químicos primitivo, intermediário e avançado (Mill,1982: 83, 90); nasutos intermediários (Prestwich, 1984: 203).

SOLDADOS MANDIBULADOS COM NARIZ CURTO (figs. 1-4). Soldados dotados de mandíbulas cortantes e nariz pouco desenvolvido, não alcançando o pós-clípeo. Ocorrem em **Syntermes**, **Paracornitermes** e **Labiotermes**.

SOLDADOS MANDIBULADOS COM NARIZ MÉDIO (figs. 5-6). Soldados com mandíbulas cortantes e nariz que alcança o pós-clípeo, sem ultrapassar sua margem anterior. Presentes em **Procornitermes** e **Cornitermes**.

SOLDADOS MANDIBULADOS COM NARIZ LONGO (figs. 7-16). Soldados dotados de mandíbulas cortantes ou puncionantes e nariz muito desenvolvido, projetado bem à frente do pós-clípeo, sobre as mandíbulas. Encontrados em **Rhynchotermes**, **Ibitermes**, **Embiratermes**, **Cyrilliotermes**, **Armitermes** e **Curvitermes**.

SOLDADOS NASUTOS (figs. 17-28). Soldados providos de mandíbulas vestigiais e nariz muito desenvolvido, projetando-se longamente à frente da cabeça. Ocorrem em todos os demais 20 gêneros neotropicais, e em todos os gêneros extra-neotropicais da subfamília.

3. Detalhes da morfologia da cabeça, tórax e pernas, e tamanho do soldado (tabelas 1-5)

Detalhes da estrutura da cabeça (incluindo pós-mento, pós-clípeo, labro, pilosidade, e número de artículos antenais), notos torácicos e pernas anteriores serão comentados na seção seguinte.

O valor absoluto do comprimento total da cabeça é aqui utilizado na tentativa de expressar o tamanho do soldado, que reflete o tamanho da espécie. Em minha expe-

riência pessoal, os valores arrolados nas tabelas 1-3 expressam com bastante fidelidade o quadro geral das espécies neotropicais da subfamília Nasutitermitinae.

III. ADAPTAÇÃO E EVOLUÇÃO NO SOLDADO DOS NASUTITERMITINAE

1. Defesa mandibular X defesa química

SOLDADOS MANDIBULADOS

Nos soldados mandibulados o padrão mandibular original é o cortante, presente em todos os 5 gêneros com nariz curto e médio, bem como em algumas espécies de **Embiratermes**. As mandíbulas cortantes cruzam amplamente quando fechadas, cortando o oponente ao longo das bordas afiadas (Deligne et al., 1981:22).

O padrão mandibular de **Ibitermes** (figs. 11-12) parece ser intermediário entre o cortante e o puncionante. A lâmina mandibular, algo sinuosa, sem dentículos e afiada apenas na metade apical ou pouco mais, deve desempenhar ação cortante. Por outro lado, a lâmina mandibular é algo curvada para dentro, como no padrão puncionante, e também é muito estreitada em relação à ampla região basal.

As mandíbulas puncionantes derivam evolutivamente do padrão cortante e estão presentes em soldados mandibulados com nariz longo. São fortemente encurvadas, de sorte que a força gerada pelos músculos adutores é concentrada no ápice ponteagudo; este perfura profundamente o oponente e assim abre caminho para a penetração de toda a delgada lâmina mandibular, com um mínimo de esforço muscular (Mill, 1982: 100-101).

A tabela 4 sintetiza os dados apresentados nas tabelas 1-3 e mostra que o quociente comprimento do nariz/comprimento da mandíbula esquerda (N/M) é gradualmente maior, através dos soldados com padrões mandibulares cortante, puncionante e vestigial. Entretanto, é importante considerar que existem mandíbulas puncionantes muito fortemente encurvadas (**Rhynchotermes**), coexistentes com longo nariz, o que condiciona um índice maior, sem significar redução real no comprimento mandibular. Assim, são incorretas as proposições prévias da literatura, acerca da concomitância entre regressão mandibular e aumento no comprimento do nariz do soldado, ao longo da evolução dos gêne

ros da subfamília Nasutitermitinae (Hare, 1937: 462; Emerson, 1952: 507 "... soldier mandibles have undergone evolutionary regression in negative correlation with the increasing in size of the frontal tube."; Sands, 1957: 13; Sen-Sarma, 1968: 5, 6; Coles de Negret & Redford, 1982: 82, 84, tab. 2; Mill, 1982: 100).

O padrão puncionante é altamente adaptado a segurar o inimigo, enquanto a secreção da glândula frontal escorre do ápice do nariz (Mill, 1982: 83; Miller, 1986: 206), e não representa regressão evolutiva. Miller (l.c), reportando-se a **Rhynchotermes perarmatus**, descreve que "... once the extremely sharp points have penetrated the foe or even overlapped around an appendage it is difficult to pull away even if the adductor muscles are completely relaxed. Only when the abductor muscles are contracted can the gripped object be released." E, de fato, **Rhynchotermes** parece representar o exemplo extremo dessa especialização mandibular. Neste gênero as mandíbulas (Fontes, 1985b: 8-9) são tubulares a partir da base e muito fortemente curvadas, com a borda interna afiada apenas no 1/4 apical. Quando as mandíbulas se fecham, as diminutas áreas molares permanecem bastante distantes entre si, sem jamais se encostarem, fato único na subfamília Nasutitermitinae. Quando fechadas, as mandíbulas das espécies sul-americanas de **Rhynchotermes** não se cruzam (elas se cruzam em **R. perarmatus**, da América Central, como em todos os outros soldados mandibulados): a mandíbula esquerda superpõe-se ao longo de toda a extensão da mandíbula direita; a ponta de cada mandíbula está assim assentada sobre ou sob a lâmina mandibular oposta e dirigida para trás. Entre as mandíbulas fechadas delimita-se uma pequena cavidade, isenta de margem cortante, na qual o oponente deve permanecer firmemente ancorado e mais exposto à secreção da glândula frontal. O nariz, por ser fortemente voltado para cima em ângulo de aproximadamente 45º com a superfície ventral da cápsula cefálica (fig. 8), não se configura em obstáculo à livre ação das mandíbulas. Em outros gêneros, a conformação do dente apical, que em algumas espécies simula um anzol (fig. 15), também deve contribuir para segurar o oponente.

Com alguma variabilidade as mandíbulas cortantes e puncionantes têm comprimentos proporcionalmente equivalentes, exceto em **Cyrilliotermes**, no qual as mandíbulas são verdadeiramente encurtadas (nas outras espécies de **Cyrilliotermes**, entretanto, a lâmina mandibular é um pouco mais desenvolvida do que em **C. cupim**, fig. 29; ver Fon-

tes, 1985b, figs. 17-18). O quociente entre o comprimento das mandíbulas esquerdas do soldado e do alado (tabelas 1 e 4, Ms/Ma) mostra o tamanho relativo das mandíbulas do soldado na espécie; o valor calculado para **Cyrilliotermes** é intermediário entre os soldados mandibulados e os nasutos. Entretanto, ao contrário do que ocorre nos outros soldados da subfamília, em **Cyrilliotermes**, bem como em **Curvitermes** (figs. 15-16), a região molar é fortemente desenvolvida nas mandíbulas do soldado (fig. 29) lembrando muito a região molar do operário (figs. 436-438). Tal fato já serviu para levantar a hipótese de que esses soldados seriam capazes de se alimentar por conta própria (Mathews, 1977: 221; Mill, 1982: 103), não dependendo dos operários, como os soldados dos outros cupins. As mandíbulas de **Cyrilliotermes** e **Curvitermes** são claramente especializadas (para alimentação, além da defesa?), e a regressão da lâmina mandibular de **Cyrilliotermes** pode ser secundária a essa especialização.

Entre os soldados conhecidos com mandíbulas puncionantes não se encontra um intermediário na seqüência evolutiva do padrão mandibular cortante dos soldados mandibulados ao padrão mandibular vestigial dos soldados nasutos. O início da degeneração mandibular é desconhecido. Teria o nasuto ancestral mandíbulas semelhantes às de **Cyrilliotermes cupim** (figs. 13-14, 29), porém com lâmina atrofiada sob a forma de ponta alongada, como **Angularitermes** (figs. 17-18), e servindo à obtenção de alimento?Miller (1986: 206) propõe que o estreitamento da fontanela nos soldados nasutos (a fontanela é larga nos soldados mandibulados) permitiu ao soldado esguichar a secreção da glândula frontal e determinou o início da degeneração mandibular. Mas em **Angularitermes** e **Cyranotermes**, filogeneticamente mais próximos dos gêneros com soldados mandibulados, a secreção é besuntada no inimigo por contato direto (Mill, 1982: 90, tab. 3.1), como nos soldados mandibulados com nariz longo, o que invalida a proposição de Miller.

A defesa química é coordenada com a ação mandibular, nos soldados mandibulados: nos soldados com nariz curto e médio a secreção da glândula frontal escorre para a ferida provocada pelas mandíbulas no tegumento do oponente (Mill, 1982: 80, 83, tab. 3.1), e nos soldados com nariz longo a secreção é besuntada ou babada no oponente, enquanto este é seguro pelas mandíbulas do soldado (Mill, l.c; Miller, 1986: 206).

SOLDADOS NASUTOS

O padrão mandibular vestigial implica em que a defesa dos soldados nasutos é de natureza puramente química. O padrão vestigial é muito homogêneo, em todos os nasutos. A parte basal de ambas as mandíbulas é grandemente atrofiada, sob a forma de um pequeno lobo. Quando as mandíbulas estão fechadas, esses lobos encostam-se levemente nas bordas internas, onde encontra-se a reduzida região molar de cada mandíbula. A lâmina mandibular é atrofiada sob a forma de uma ponta apical cônica ou alongada (comprimento máximo em **Angularitermes**, figs. 17-18), ou reduzida a uma pequena saliência arredondada, ou totalmente ausente (fig. 30). Eventualmente há pequenas projeções pontеagudas nas regiões molares ou nas pontas apicais, representando respectivamente vestígios de dentes molares e de dentes marginais (Sands, 1957: 16). No ápice do lobo basal mandibular, mais internamente em relação ao sítio em que se localiza (ou estaria localizada) a ponta apical, pode haver uma área de cutícula mais fina e pálida, (mácula hialina apical, fig. 30, tabelas 2-3. V^h), possivelmente representando uma região sensorial (Sands, 1957: 1-16, **Convexitermes**; Mathews, 1977: 176, **Rotunditermes**; Fontes, 1981b: 135, **Caetetermes**). A mácula hialina apical está amplamente distribuída entre os gêneros nasutos neotropicais, porém sempre ausente em mandíbulas vestigiais com ponta desenvolvida (V_p).

Segundo a filogenia aqui proposta (fig. 483), redução ou desaparecimento da ponta apical devem ter ocorrido várias vezes na evolução dos gêneros nasutos. A mácula hialina apical surgiu precocemente, e secundariamente desapareceu em alguns grupos recentes, ou surgiu por homoplasia em vários grupos.

Dois modos de defesa química ocorrem nos soldados nasutos (Mill, 1982: 90,tab. 3.1, mas muitas identificações de gêneros e espécies não foram conferidas pelo presente autor, sendo que algumas comprovei serem incorretas): a secreção pode ser besuntada no oponente, por contato direto com a ponta do nariz (por exemplo, **Angularitermes** e **Cyranotermes**), como nos soldados mandibulados com nariz longo, ou pode ser ejetada ativamente à distância, evitando contato físico com o inimigo (por exemplo, **Velocitermes** e **Nasutitermes**), de uma maneira sem precedentes nos Isoptera. Esta última condição representa o degrau mais elevado na evolução da defesa química do soldado dos Nasutitermitinae.

As linhas gerais da evolução das defesas mandibular e química dos Nasutitermitinae estão representadas na figura 33.

2. Formato do nariz

Em **Syntermes** o nariz é uma mera saliência na fronte (figs. 1-2). O nariz dos demais soldados mandibulados é cônico; apenas **Cyrilliotermes** desenvolveu um nariz perfeitamente cilíndrico, e com ápice curiosamente alargado como gargalo de garrafa (apomorfias).

Nos soldados nasutos o nariz cônico, robusto e mais longo que a cápsula cefálica em **Angularitermes** e **Cyranotermes** (figs. 17-20) provavelmente protege o soldado,que aplica a secreção defensiva diretamente no oponente. Essas características são consideradas simplesiomorfias. Nos demais nasutos o nariz é mais curto que a cápsula cefálica. O nariz é cilíndrico em **Subulitermes**, **Caetetermes** (figs. 23-24), **Tenuirostritermes**, **Velocitermes** e **Diversitermes**, quase cilíndrico em **Rotunditermes** (figs. 27-28) e **Obtusitermes**, e cônico nos demais 11 gêneros (figs. 21-22, 25-26). Nariz cilíndrico deve ter surgido independentemente em vários grupos, por homoplasia.

3. Formato da cabeça (excluído o nariz) e pós-mento

SOLDADOS MANDIBULADOS

Embora considerável variação exista em **Syntermes** (Emerson, 1945), com formatos variando entre subquadrado, subretangular e trapezoidal, o formato básico da cabeça dos 5 gêneros com soldados mandibulados e nariz curto e médio é o retangular, com lados subparalelos a levemente convexos (figs. 1-6). Um pós-mento bem alongado (mais que 2 vezes mais longo que largo; tabela 1, PM,a) está tipicamente associado, ainda que o formato retangular da cabeça esteja distorcido para quadrangular ou trapezoidal. Cabeça retangular e pós-mento bastante alongado são condições ancestrais nos Nasutitermitinae.

A cabeça e o pós-mento mostram, respectivamente, clara tendência ao arredondamento e encurtamento nos soldados mandibulados com nariz longo. Isto ocorre indepen-

dentemente em vários grupos. Cabeça retangular e pós-mento longo (cerca de 2 vezes mais longo que largo) estão presentes em **Embiratermes** e **Ibitermes**. (figs. 9-12). O pós-mento é discretamente alongado (menos de 1,5 vezes mais longo que largo) em **Armitermes**, com cabeça globosa, e em **Curvitermes**, onde os lados mais ou menos paralelos podem conferir à cabeça um aspecto mais quadrangular (figs. 15-16). O pós-mento é quadrangular em **Rhynchotermes** e **Cyrilliotermes**, com cabeça globosa (discretamente alongada em **C. cupim**) (figs. 7-8, 13-14).

SOLDADOS NASUTOS

Nos soldados nasutos parece haver uma tendência evolutiva ao encurtamento e arredondamento da cabeça, independente em vários grupos. Esta tendência parece ter sido evolutivamente precedida pelo encurtamento do pós-mento, que é quadrangular a levemente transversal; apenas em **Angularitermes** o pós-mento é discretamente alongado (tabelas 2-3, PM,c).

A cabeça é tão larga quanto longa em **Coendutermes** (figs. 25-26), **Triangularitermes**, **Cortaritermes**, **Rotunditermes** (figs. 27-28) e **Convexitermes**; nos 3 últimos gêneros a cabeça é arredondada, e variável em **Nasutitermes**. A cabeça é alongada nos demais gêneros (figs. 17-24). Os soldados com cabeça alongada (exceto **Araujotermes**, **Subulitermes** e **Cyranotermes**), e o soldado de **Coendutermes** (figs. 25-26), apresentam nítida constricção cefálica atrás das antenas (condição ancestral?). Constricção cefálica similar à dos soldados nasutos não é encontrada nos soldados mandibulados, exceto por discreta constricção em algumas espécies de **Cyrilliotermes** (**C. strictinasus**, Mathews, 1977, fig. 182; **C. jaci**, Fontes, 1985b, fig. 12).

4. Formato e orientação espacial do pós-clípeo (tabelas 1-3, PC)

O pós-clípeo tem a configuração de uma placa retangular, discretamente saliente ou não-saliente, na maioria dos gêneros.

Os limites do pós-clípeo são menos definidos nos soldados mandibulados com nariz curto e médio. Ele forma um ângulo de aproximadamente 45° com a superfície ven-

tral da cápsula cefálica (figs. 2, 4, 6).

Nos soldados mandibulados com nariz longo o pós-clípeo é bem delimitado e oblíquo, formando ângulo de aproximadamente 45° com a superfície ventral da cápsula cefálica (simplesiomorfia) em **Rhynchotermes**, **Cyrilliotermes** e **Curvitermes** (figs. 8, 14, 16), e de aproximadamente 60° em **Armitermes**. Ele é vertical, ou quase, em **Embiratermes** (fig. 10). Em **Ibitermes** o pós-clípeo é aberrante, sendo fortemente inflado e projetado por debaixo do nariz (fig. 12).

Nos soldados nasutos o pós-clípeo é geralmente vertical. A suposta condição ancestral (45° a 60°) é encontrada em **Cyranotermes** (fig. 20), **Caetetermes** (fig. 24), **Constrictotermes**, e no soldado médio de **Diversitermes** e **Velocitermes**. Em **Angularitermes** (fig. 18) o pós-clípeo parece ser igualmente oblíquo, porém é aberrante, sendo projetado mais ou menos fortemente por debaixo do nariz e dividido no ápice em 2 lobos aproximadamente hemisféricos.

Observa-se uma tendência geral à verticalização do pós-clípeo no soldado dos Nasutitermitinae, condição encontrada na maioria dos soldados nasutos.

5. Formato e orientação espacial do labro

O labro é uma lingueta muito móvel, articulada posteriormente ao anteclípeo membranoso. Estende-se entre a base das mandíbulas, na maioria dos gêneros encobrindo as regiões molares e sendo visível nas vistas dorsal ou dorso-lateral da cabeça.

Os lados do labro são angulosos e distintamente projetados em pontas bem desenvolvidas em **Syntermes** (fig. 1) e algumas espécies de **Procornitermes** e **Cornitermes** (fig. 5). Nos demais gêneros apresenta sempre bordas arredondadas (figs. 3, 23)(apomorfia?).

Uma condição muito peculiar é encontrada em **Rhynchotermes** (exceto **R. perarmatus**) e **Ibitermes**. Nestes dois gêneros o labro é pequeno e não encobre as regiões molares das mandíbulas. Ele é totalmente rebatido para baixo do pós-clípeo, provavelmente para evitar obstrução ao fechamento mandibular, sendo totalmente invisível quando as mandíbulas estão fechadas. Em **Rhynchotermes**, particularmente, o labro dirige-se para trás quando as mandíbulas estão fechadas.

6. Número de artículos antenais (tabelas 1-3, AA)

Ao longo da evolução dos Nasutitermitinae há tendência geral à redução no número de artículos antenais, culminando nos 11 artículos de alguns soldados nasutos.

7. Pilosidade da cabeça

Na cabeça do soldado pode haver cerdas longas (comprimento maior que a largura dos artículos antenais), médias (comprimento aproximadamente igual à largura dos artículos antenais) e curtas (comprimento menor que a largura dos artículos antenais). Cerdas curtas podem ser ocasionalmente muito curtas, quase indiscerníveis; podem, também, ser muito densas (distantes entre si tanto quanto o seu comprimento, ou menos) e constituir uma forração aveludada na cabeça do soldado.

Praticamente todos os soldados possuem cerdas longas e médias na cabeça, em número e disposição variáveis, conforme a espécie. Cerdas curtas estão ocasionalmente presentes. Uma densa forração de cerdas curtas (apomorfia) é encontrada na cabeça do soldado em algumas espécies de **Cornitermes** (Emerson, 1952, figs. 28-31) e **Nasutitermes**, e em todas as espécies de **Subulitermes** e **Convexitermes**.

Uma especialização singular é representada pelas cerdas cefálicas grossas e ocas, encontradas em **Coendutermes** (Fontes, 1985a). Parecem verdadeiros tubos, próprios para escoar algum tipo de secreção glandular. Glândulas exócrinas cefálicas, de função obscura, foram reportadas em alguns Nasutitermitinae (**Velocitermes**, **Tenuirostritermes**, **Nasutitermes**, **Trinervitermes**, **Eutermellus** e **Spatulitermes**; Deligne, 1973); cerdas espessadas ocorrem em **Verrucositermes** (Deligne, 1983) e **Spatulitermes** (Coaton, 1971). Não há exemplo comparável a **Coendutermes**.

8. Notos torácicos

Em **Syntermes**, os notos torácicos são desenvolvidos lateralmente em espinhos salientes; quando espinhos não estão presentes, os notos são distintamente angulosos lateralmente (S. **molestus**, Mathews, 1977, figs. 96-97). Trata-se provavelmente de adaptação protetora para forrageamento em campo aberto. Nos demais gêneros os notos têm sempre lados arredondados, mesmo naqueles que forrageiam em campo aberto.

9. Coxas anteriores

As coxas anteriores são grosseiramente cônicas em todos os soldados. Na face externa pode haver uma projeção ou nodosidade, de desenvolvimento variável.

Dentre os soldados mandibulados com nariz curto, **Paracornitermes** e alguns **Labiotermes** apresentam uma proeminência, pequena e triangular, na base da face coxal externa. Dentre os soldados mandibulados com nariz longo, há pequena projeção cônica nos 2/3 apicais da coxa de **Embiratermes** (Fontes, 1985b, fig. 25), pequena projeção arredondada no 1/3 basal da coxa de **Cyrilliotermes** (fig. 32), e saliência proeminente, cônica ou grosseiramente cilíndrica, aproximadamente na metade do comprimento da coxa de **Rhynchotermes** (Mathews, 1977, figs. 101b, 102a).

Saliências coxais são raras nos soldados nasutos. Há distinta proeminência arredondada no 1/3 apical da coxa de **Angularitermes**, no 1/3 basal da coxa de **Caetetermes** (fig. 31), e pequena, porém distinta, proeminência cônica no 1/3 basal da coxa de **Rotunditermes**.

O significado das saliências coxais do soldado dos Nasutitermitinae é obscuro. Pode-se postular que em **Rhynchotermes** elas estão associadas ao hábito de forragear em campo aberto, como parte do arsenal bélico do soldado, porém é intrigante sua ausência nos demais cupins com esse hábito e sua eventual presença, embora reduzidas, em cupins que não forrageiam em aberto. Não é possível estabelecer se há ou não homologia entre as saliências coxais dos vários gêneros.

10. Tíbias anteriores e velocidade de locomoção (tabelas 1-3, 5, Ta, Ta/A)

Na literatura encontram-se expressões como tíbias grossas ou delgadas, longas ou curtas. Com o propósito de tentar quantificar essas designações, utiliza-se aqui a relação comprimento/largura, tomada para a tíbia anterior (Ta): quociente 9,60 ou maior, tíbias longas; 7,61 a 9,59, tíbias de comprimento médio; 7,60 ou menor, tíbias curtas. A relação comprimento da tíbia anterior/comprimento do abdome (Ta/A) procura expressar o comprimento da tíbia (numa alusão ao comprimento da perna) em relação ao

do inseto. A tabela 5 sintetiza os dados apresentados nas tabelas 1-3 (Ta; Ta/A).

Tībias longas (fig. 31) são delgadas e possuem lados paralelos, ās vezes fracamente sinuosos. Ocorrem no soldado mandibulado de **Syntermes**, **Paracornitermes**, **Cornitermes** e **Rhynchotermes**, e no soldado nasuto de **Angularitermes**, **Velocitermes**, **Constrictotermes**, **Caetetermes** (fig. 31) e **Coendutermes**. Tībias de comprimento mēdio também são delgadas, com lados aproximadamente paralelos; podem ser discretamente alargadas na metade ou no terço apical. Ocorrem em **Nasutitermes**, **Tenuirostritermes**, **Triangularitermes**, **Diversitermes**, **Rotunditermes**, **Cyranotermes** e **Atlantitermes**. Tībias curtas (fig. 32) podem apresentar lados mais ou menos paralelos a fracamente convexos, ou podem se alargar discretamente em direção ao āpice (maior largura no 1/3 ou 1/4 apical). Ocorrem no soldado dos demais gēneros, sendo as mais curtas encontradas em **Curvitermes**, **Convexitermes** e **Cortaritermes**.

O aumento da relação comprimento/largura tibial (Ta) ē, grosso modo, acompanhado pelo aumento do comprimento tibial relativo ao comprimento do abdome (Ta/A). Tībias longas e de comprimento mēdio perfazem cerca de 40 a 50% do comprimento abdominal, exceto nos nasutos geōfagos **Cyranotermes** e **Atlantitermes**, com abdome mais volumoso. Tībias curtas representam atē cerca de 30% do comprimento abdominal nos soldados mandibulados e soldados nasutos geōfagos, e de 30 a 38% nos soldados nasutos não geōfagos. As proporções tībia/abdome comparativamente maiores nos soldados nasutos não geōfagos com tībias curtas e de comprimento mēdio deve-se ao abdome menos volumoso e mais curto desses soldados, quando comparado ao abdome dos soldados mandibulados e nasutos geōfagos com essas categorias tibiais.

Parece talvez lōgico esperar uma correlação positiva entre comprimento tibial e velocidade de locomoção. Tal correlação, entretanto, não ē sempre verdadeira, segundo minha experiência pessoal e fragmentārias e escassas informações da literatura (Nutting et al., 1974: 169-170, **Tenuirostritermes**; Emerson, 1925: 419 e Mathews,1977: 239, **Angularitermes**, **Constrictotermes** e **Velocitermes**; Fontes, 1985b: 17-18, **Paracornitermes**, **Cornitermes** e **Embiratermes**). Tībias curtas parecem estar associadas a baixa velocidade de deslocamento, como constatado para os soldados mandibulados de **Curvitermes**, **Cyrilliotermes** e **Embiratermes**, e soldados nasutos de **Cortaritermes** e **Subulitermes**. Porēm, tībias longas e deslocamento veloz parecem estar associados em poucos

casos, como nos soldados nasutos de **Velocitermes**, **Constrictotermes** e **Tenuirostritermes**, todos muito velozes. Já os soldados mandibulados de **Paracornitermes**, **Cornitermes**, **Rhynchotermes** e **Syntermes** (pelo menos na maioria das espécies), e o soldado nasuto de **Angularitermes**, todos com tíbias longas, deslocam-se lentamente ou de modo relativamente lento.

Tíbias longas e baixa velocidade de deslocamento, presentes nos soldados mandibulados mais primitivos, parecem ser simplesiomorfias de alguns soldados nasutos, como **Angularitermes**. Velocidade baixa de deslocamento parece estar presente como simplesiomorfia em vários gêneros, independentemente do comprimento tibial. Os soldados mandibulados em geral, e os soldados nasutos dos gêneros geófagos, são lentos. Mesmo os soldados mandibulados que forrageiam em campo aberto ou no folhedo superficial, como **Syntermes** e **Rhynchotermes**, são lentos. É dentre os gêneros não geófagos com soldados nasutos, com sua alimentação e hábitos de forrageamento diversificados, que se encontram os soldados mais velozes (condição apomórfica), tanto nas espécies que forrageiam em campo aberto (**Velocitermes**, **Tenuirostritermes**, **Constrictotermes**), como naquelas que forrageiam dentro de galerias cobertas (muitos **Nasutitermes**).

11. Cerdas na face interna da tíbia anterior

Exceção feita a **Cornitermes**, ao longo da face interna da tíbia anterior há cerdas esparsas, aproximadamente tão longas quanto os esporões apicais e grosseiramente arranjados em 2 fileiras paralelas, alinhadas com os esporões. Em **Syntermes** há até 20 cerdas em cada fileira, ao longo de toda a tíbia, enquanto nos demais gêneros há até 10 cerdas, ao longo da metade apical da tíbia. Em **Procornitermes**, a fileira posterior é quase ausente, com escassas cerdas.

Cornitermes é peculiar pelo fato de apresentar uma única fileira com 16-21 cerdas bem alinhadas, muito nítidas e mais curtas do que os esporões apicais (Emerson, 1952, fig. 3). Situam-se medianamente em relação aos esporões, ao longo dos 2/3 apicais da tíbia.

12. Esporões tibiais apicais

Cada tíbia possui 2 esporões apicais (2:2:2) na borda apical interna. Em **Syntermes** (Emerson, 1945: 441), e algumas espécies de **Procornitermes** (Emerson, 1952:484) há um terceiro esporão, situado no bordo apical externo da tíbia anterior (3:2:2). Em **Syntermes** os 3 esporões tibiais são bem desenvolvidos, enquanto em **Procornitermes**, quando presente, o terceiro esporão é menor. A posse de um terceiro esporão apical na tíbia anterior é duvidosamente simplesiomórfica.

13. Tamanho do soldado (tabelas 1-3, H)

Os soldados mandibulados tendem a ser maiores do que os soldados nasutos, as maiores diferenças sendo encontradas ao se compararem os nasutos com os mandibulados mais antigos. O tamanho moderado (2-3 mm) a grande (3 mm ou maior), presente prioritariamente nos soldados mandibulados, deve ser uma característica ancestral. Assim, o pequeno tamanho (menor que 2 mm) do soldado de Curvitermes (1,05-1,54 mm, Mathews, 1977: 229-233) deve ser uma apomorfia desse gênero. O pequeno tamanho eventualmente encontrado em outros gêneros representam homoplasias em grupos com soldados mandibulados e nariz longo, próximos à transição para o soldado nasuto: **Armitermes lanei** 1,36-1,44 mm (Canter, 1968: 244); **Cyrilliotermes jaci** 1,75-1,90 mm (Fontes, 1985b: 14).

Os soldados nasutos são em geral pequenos. O tamanho moderado foi possivelmente retido como uma simplesiomorfia em uns poucos gêneros mais próximos da linhagem ancestral, como **Angularitermes** e **Cyranotermes**, e surge apenas esporadicamente em outros gêneros (apomorfia?), como por exemplo **Nasutitermes acangussu** (1,90-2,25 mm, Bandeira & Fontes, 1979: 121).

14. Polimorfismo na casta do soldado

Dimorfismo é esporadicamente encontrado na casta do soldado em **Cornitermes** (**C. bequaerti**, Emerson, 1952, sugestão de dimorfismo; Fontes, obs. pessoal), **Rhynchotermes** (**R. diphyes**, Mathews, 1977: 157-158), **Nasutitermes** (**N. aquilinus**, Holmgren, 1910:

193-196; Fontes & Terra, 1981: 178; **N. bivalens**, Holmgren, 1910: 221-223) e **Obtusitermes** (**O. panamae**, Snyder, 1924: 20-22). Trimorfismo parece ocorrer em todas as espécies de **Diversitermes** e **Velocitermes** (Mathews, 1977: 179-193). O polimorfismo do soldado dos Nasutitermitinae expressa-se sob a forma de variações em tamanho, e geralmente também em detalhes da morfologia, principalmente da cabeça. Não há diferença na armadura defensiva dos diferentes tamanhos de soldados, como ocorre em diversos gêneros de Rhinotermitidae (Quennedey & Deligne, 1975).

Duas espécies trimórficas foram estudadas neste trabalho, dos gêneros **Diversitermes** e **Velocitermes**. A tabela 2 mostra discretas variações na morfologia dos 3 tamanhos de soldados; diferenças no formato da cabeça são mais acentuadas entre os soldados de **Diversitermes**.

Polimorfismo na casta do soldado é um fenômeno comum nos Isoptera (Kalotermitidae; Rhinotermitidae; subfamílias Nasutitermitinae, Termitinae e Macrotermitinae, Termitidae).No presente é difícil associar o polimorfismo do soldado dos Nasutitermitinae a algum significado evolutivo geral. Mill (1982: 147, 226, tab. 4.3.1-4.3.3) reporta que o soldado pequeno de **Rhinotermes**, **Dolichorhinotermes** (Rhinotermitidae),**Rhynchotermes**, **Diversitermes** e **Velocitermes** (Nasutitermitinae) é sempre mais freqüente que o grande,e que o soldado grande está presente em maior número dentro do ninho do que fora dele. Fontes (obs. pessoal) confirma essa informação para algumas espécies de **Diversitermes**. Mill (p. 226) é de opinião que tal fato deve-se ao menor custo energético da produção de soldados pequenos, aumentando a capacidade defensiva da colônia e onerando-a menos com as substituições de eventuais perdas de soldados.

IV. CONCLUSÃO

A evolução da defesa química no soldado dos Nasutitermitinae faz-se através do alongamento gradual do nariz, o qual posteriormente torna-se perfeitamente cilíndrico em alguns grupos. Há também "... a progression in the efficiency of the secretion ... from short- to long-range effectiveness..." (Mill, 1982: 212). A arma mandibular mos-

tra uma variedade de adaptações defensivas. O padrão mandibular puncionante origina-se do cortante, porém dentre os gêneros atuais não há um genuíno intermediário entre os padrões cortante ou puncionante dos soldados mandibulados e o vestigial dos soldados nasutos.

A evolução das defesas química e mandibular é acompanhada de outras tendências evolutivas na casta do soldado. Há encurtamento da cápsula cefálica e do pós-mento (aproximam-se respectivamente do formato globoso e retangular), verticalização do pós-clípeo, e redução no número de artículos antenais. Também, os soldados tendem a ser maiores e mais lentos nos gêneros filogeneticamente mais antigos.

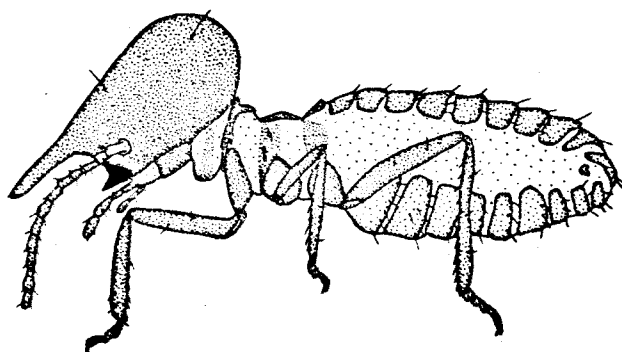



TABELA 1. Dados sobre a morfologia dos soldados mandibulados dos Nasutitermitinae neotropicais

	M			N			N/M	Ms/Ma	H	PM			PC			Ta	Ta/A	AA
	C	P	V	c	m	l				a	b	c	a	b	c			
Syntermes	+	-	-	+	-	-	0,05	2,01	8,60	+	-	-	+	-	-	12,27	0,44	20
Paracornitermes	+	-	-	+	-	-	0,10	2,21	5,30	+	-	-	+	-	-	9,82	0,41	15
Labiotermes	+	-	-	+	-	-	0,14	2,02	3,28	+	-	-	+	-	-	7,07	0,31	15
Procornitermes	+	-	-	-	+	-	0,38	2,24	2,95	+	-	-	+	-	-	6,62	0,29	14
Cornitermes	+	-	-	-	+	-	0,30	2,00	3,00	+	-	-	+	-	-	10,28	0,39	15
Rhynchotermes	-	+	-	-	-	+	2,49	0,81	1,62[3]	-	-	+	+	-	-	10,67	0,42	14
Ibitermes	?	-	-	-	-	+	0,84	2,89[2]	3,23	+	-	-	*	-	-	7,40	0,26	14
Embiratermes	+[1]	+	-	-	-	+	0,77	2,08	2,80	+	-	-	-	-	+	7,16	0,25	14
Cyrilliotermes	-	+	-	-	-	+	2,11	1,02	2,50	-	-	+	+	-	-	6,19	0,25	14
Armitermes	-	+	-	-	-	+	1,40	1,59	2,06	-	+	-	-	+	-	7,53	0,29	14
Curvitermes	-	+	-	-	-	+	1,15	1,35[2]	1,34	-	+	-	+	-	-	5,51	0,27	13-14
Nasutos	-	-	+	-	-	+	≥2,00	≤0,54	≤2,40	-	+	+	+	+	+	(c o n t i n u a)		11-14

M, mandíbulas:cortante (C), puncionante (P), vestigial (V). N, nariz: curto (c), médio (m), longo (l). N/M, comprimento do nariz/comprimento da mandíbula esquerda. Ms/Ma, comprimento da mandíbula esquerda do soldado/comprimento da mandíbula esquerda do alado. H, comprimento da cabeça com nariz e mandíbulas (em milímetros). PM, comprimento/largura do pós-mento: ≥2(a), 1<PM≤1,5 (b),≤1 (c). PC, inclinação do pós-clípeo: 45º (a), 60º (b), 90º (c), * (aberrante). Ta, comprimento/largura das tíbias anteriores. Ta/A, comprimento da tíbia anterior/comprimento do abdome. AA, número de artículos antenais.

1, padrão mandibular da espécie estudada. 2, soldado/operário. 3, nariz fortemente inclinado para cima.

TABELA 2. Dados sobre a morfologia dos soldados nasutos não-geófagos neotropicais

		MV	N/M	Ms/Ma	H	PM b	PM c	PC a-b	PC c	Ta	Ta/A	AA
Constrictotermes		V_p	2,00	0,44	1,60	-	+	+	-	10,49	0,48	13-14
Coendutermes		$V^h_{p=}$	5,00	0,27[2]	1,30	-	+	-	+	9,80	0,39	13
Tenuirostritermes		V	4,50	0,20[2]	1,54	-	+	-	+	9,09	0,50	13
Caetetermes		V^h	4,85	0,30	1,50	-	+	+	-	10,34	0,42	13
Velocitermes[3]	g	V_p	2,24	0,54	1,80	-	+	-	+	14,00	0,56	14
	m	V_p	2,17	0,44	1,59	-	+	+	-	11,29	0,48	14
	p	V_p	2,25	0,37	1,26	-	+	-	+	14,75	0,54	14
Diversitermes[3]	g	V_p	3,05	0,49	2,00	-	+	-	+	8,16	0,38	13
	m	V_{p-}	3,13	0,33	1,52	-	+	+	-	8,53	0,39	13
	p	V_p	2,71	0,38	1,24	-	+	-	+	8,90	0,47	13
Rotunditermes		V^h_{p-}	3,00	0,36	1,58	-	+	-	+	8,23	0,37	13
Triangularitermes		$V^{h?}_{p-}$	3,36	0,31[2]	1,16	-	+	-	+	8,89	0,36	13
Nasutitermes		V_p	2,95	0,38	1,64	-	+	-	+	8,07	0,42	13
Cortaritermes		V^h_{p-}	3,69	0,36	1,53	-	+	-	+	5,65	0,38	12-13
Parvitermes		V_p	2,76[1]	0,30[1]	1,43	-	+	-	+	7,28	0,35	13
Obtusitermes		V^h_{p-}	2,77	0,37[2]	1,06	-	+	-	+	7,00	0,33	13-14

MV, mandíbulas vestigiais: com ponta desenvolvida (V_p), com ponta reduzida (V_{p-}), com ponta reduzida a pequena nodosidade ($V_{p=}$), sem ponta (V), com mácula hialina apical (V^h). N/M, comprimento do nariz/comprimento da mandíbula esquerda. Ms/Ma, comprimento da mandíbula esquerda do soldado/comprimento da mandíbula esquerda do alado. H, comprimento da cabeça com nariz (em milímetros). PM, comprimento/largura do pós-mento: $1<PM\leq 1,5$ (b), ≤ 1 (c). PC, inclinação do pós-clípeo: 45-60° (a-b), 90° (c). Ta, comprimento/largura das tíbias anteriores. Ta/A, comprimento da tíbia anterior/comprimento do abdome. AA, número de artículos antenais.

1, P. *toussainti*. 2, soldado/operário. 3, soldados grande(g), médio (m), pequeno (p).

TABELA 3. Dados sobre a morfologia dos soldados nasutos geófagos neotropicais

	MV	N/M	Ms/Ma	H	PM		PC		Ta	Ta/A	AA
					b	c	a-b	c			
Angularitermes	V_p	3,82	0,69[2]	2,40	+	-	*	-	13,26	0,47	14
Cyranotermes	$V_{p=}$	6,94	0,42	2,27	-	+	+	-	8,00	0,33	13
Atlantitermes	V^h	6,11	0,24	1,47	-	+	-	+	7,83	0,29	12
Coatitermes	V^h	3,70	0,38	0,96	-	+	-	+	6,00	0,25	11
Agnathotermes	$V^{h(1)}$	4,00	0,25	0,88	-	+	-	+	5,58	0,29	11
Araujotermes	$V^{h(1)}$	6,43	0,23	1,18	-	+	-	+	6,90	0,23	12
Subulitermes	$V^{h(1)}$	6,57	0,22	1,20	-	+	-	+	6,15	0,22	12
Convexitermes	V^h	4,89	0,27	1,20	-	+	-	+	5,46	0,29	11

MV, mandíbulas vestigiais: com ponta desenvolvida (V_p), com ponta reduzida a pequena nodosidade ($V_{p=}$), sem ponta (V), com mácula hialina apical (V^h). N/M, comprimento do nariz/comprimento da mandíbula esquerda. Ms/Ma, comprimento da mandíbula esquerda do soldado/comprimento da mandíbula esquerda do alado. H, comprimento da cabeça com nariz (em milímetros). PM, comprimento/largura do pós-mento: $1<PM\leq 1,5$ (b), ≤ 1 (c). PC, inclinação do pós-clípeo: 45-60^o (a-b), 90^o (c), * (aberrante). Ta, comprimento/largura das tíbias anteriores. Ta/A, comprimento da tíbia anterior/comprimento do abdome. AA, número de artículos antenais.

(1) mácula hialina apical pequena. (2) soldado/operário.

TABELA 4 — Limites de variação das proporções do nariz e das mandíbulas do soldado dos Nasutitermitinae neotropicais, segundo o padrão mandibular

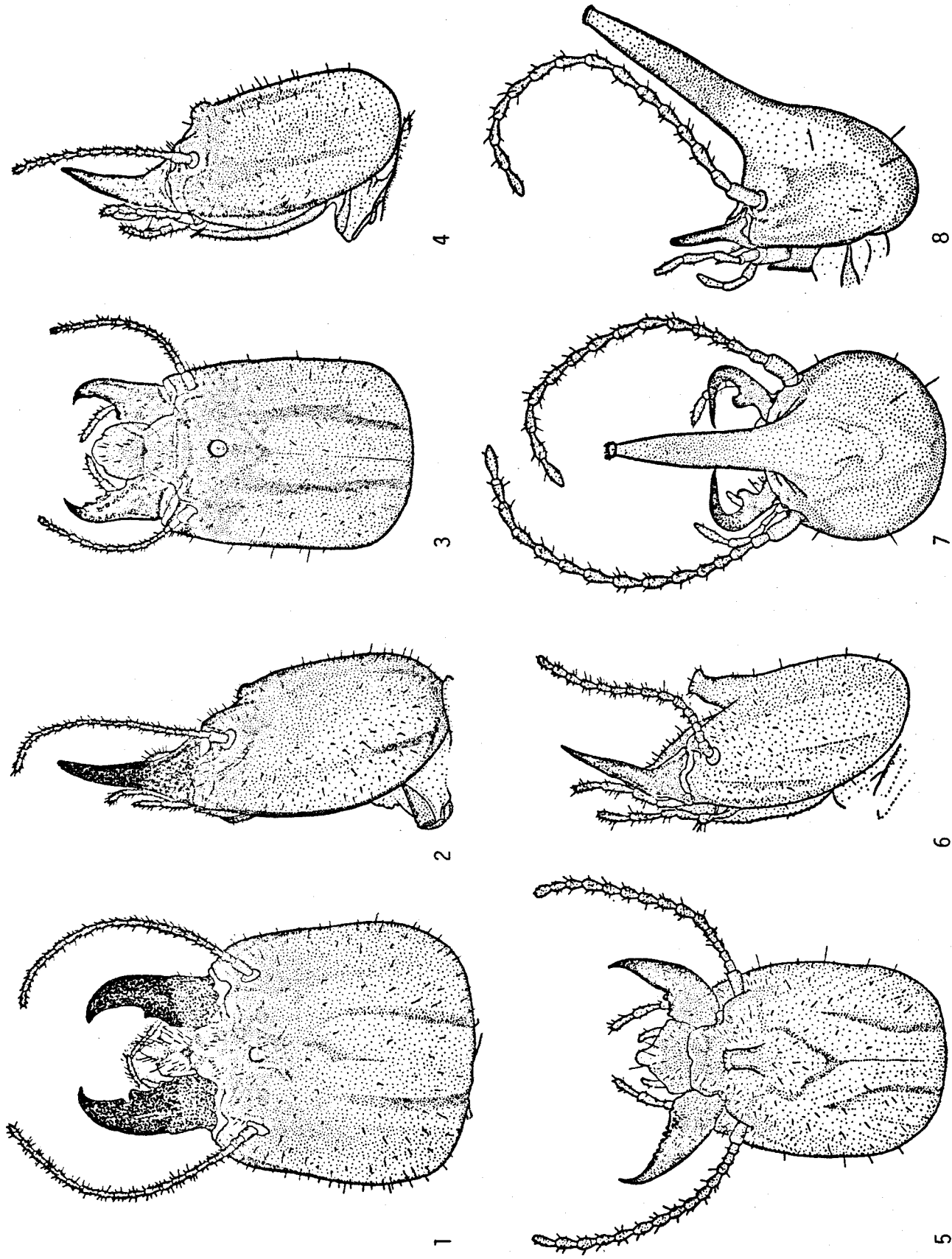
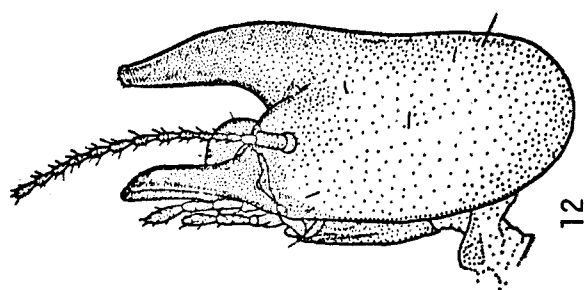
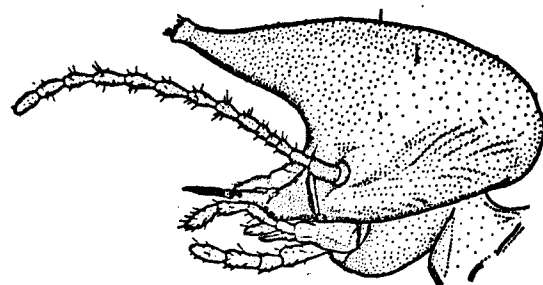
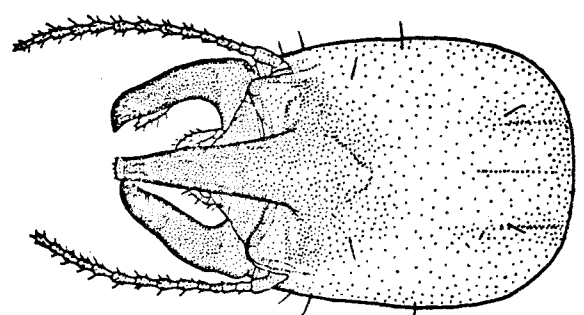
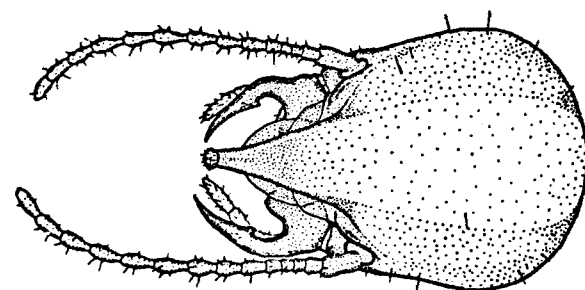
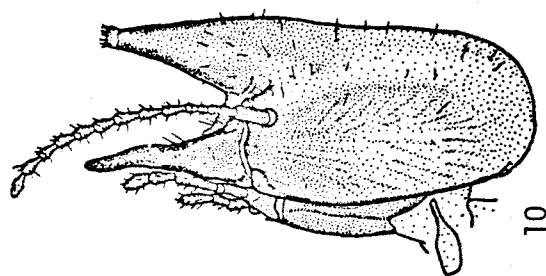
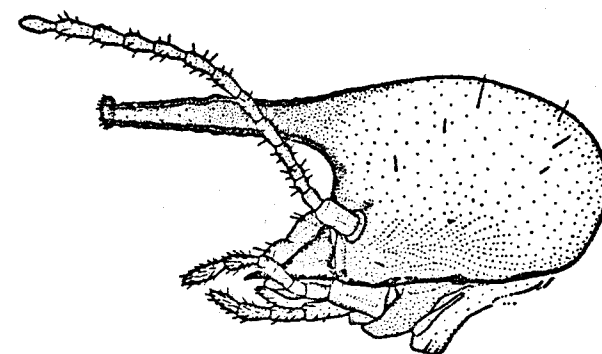
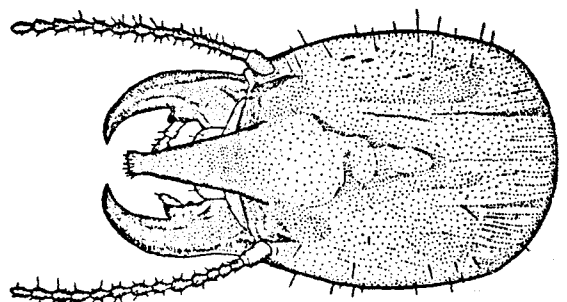
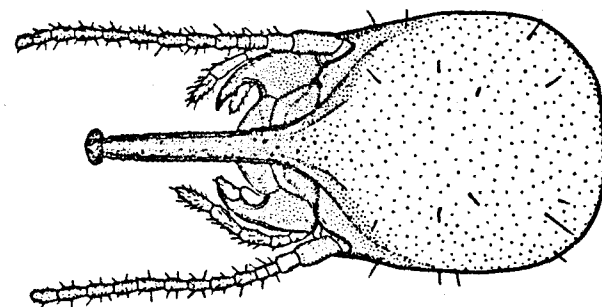
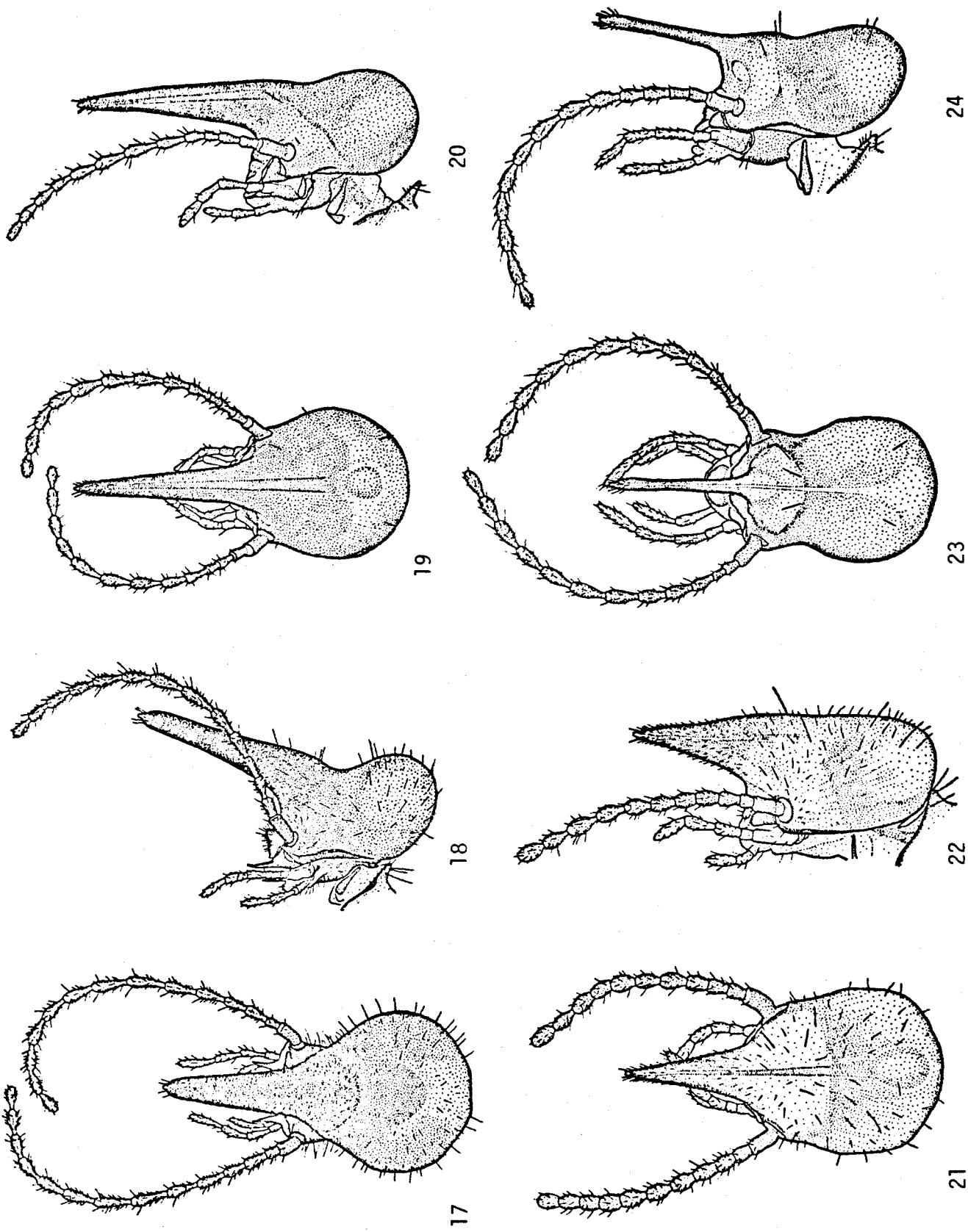
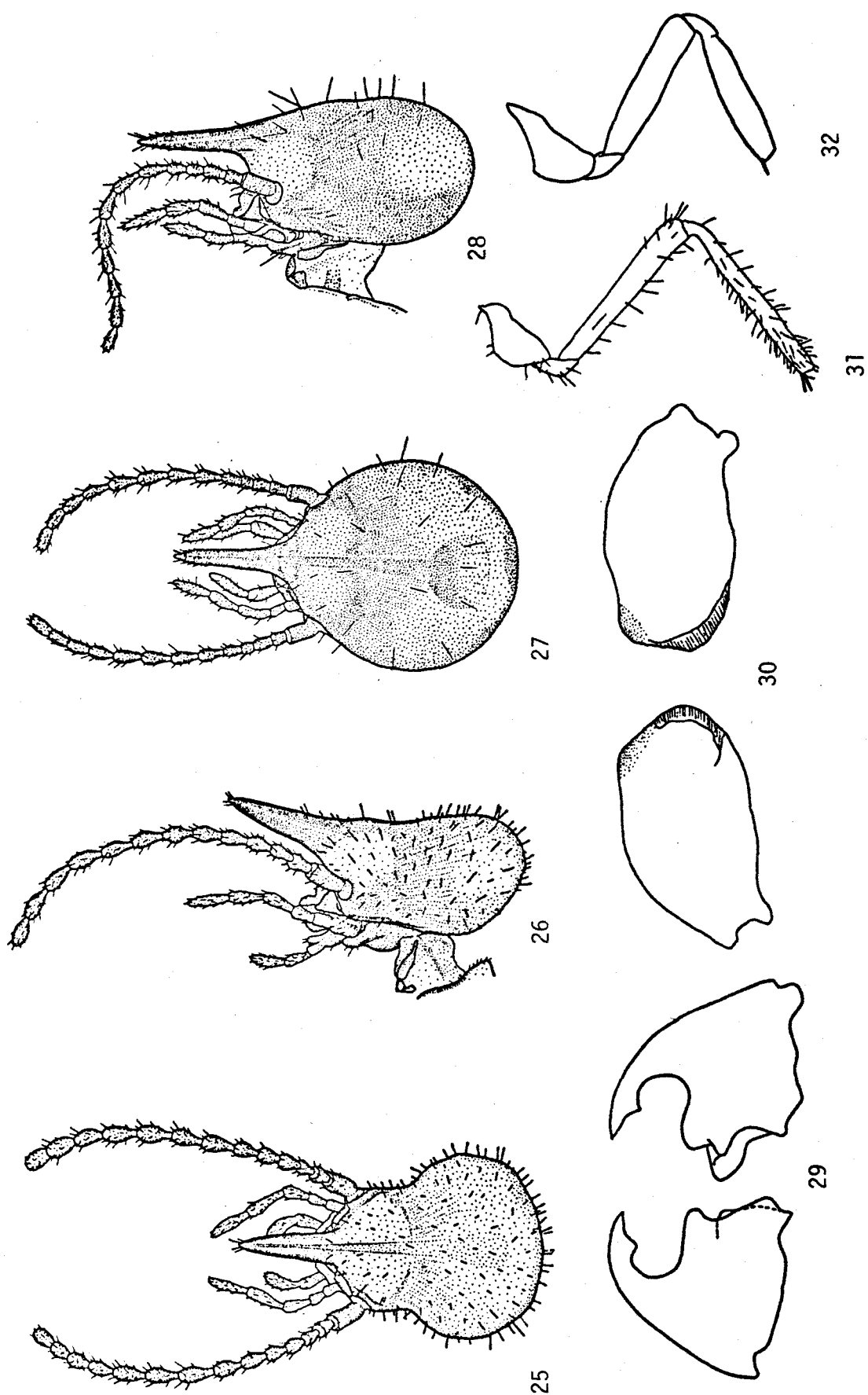
M	N/M	Ms/Ma
C	0,05 - 0,84	(2,89[3]) 2,24 - 2,00
P	1,15 - 2,11 (2,49[1])	1,59 - 1,02 (0,81[1])
Vp, Vp-	2,00 - 3,82	0,54 - 0,30 (0,69[2])
Vp=, V	3,70 - 6,94	0,42 - 0,20

M, mandíbulas: cortante (C); puncionante (P); vestigial com ponta desenvolvida (Vp), com ponta reduzida (Vp-), com ponta reduzida a pequena nodosidade (Vp=), sem ponta (V).
N/M, comprimento do nariz/comprimento da mandíbula esquerda.
Ms/Ma, comprimento da mandíbula esquerda do soldado/comprimento da mandíbula esquerda do alado.

1, *Rhynchotermes* (mandíbulas muito fortemente encurvadas); 2, *Angularitermes* (soldado/operário); 3, *Ibitermes* (soldado/operário).

TABELA 5. Limites de variação das proporções tibiais do soldado dos Nasutitermitinae neotropicais segundo o tipo de soldado e/ou padrão alimentar

S		Ta	Ta/A
SM	tíbia longa	9,82 - 12,27	0,39 - 0,44
	tíbia curta	5,51 - 7,53	0,25 - 0,31
SNNG	tíbia longa	9,80 - 14,75	0,39 - 0,56
	tíbia média	8,07 - 9,09	0,36 - 0,50
	tíbia curta	5,65 - 7,28	0,33 - 0,38
SNG	tíbia longa	13,26	0,47
	tíbia média	7,83 - 8,00	0,29 - 0,33
	tíbia curta	5,46 - 6,90	0,22 - 0,29
Variação geral	tíbia longa	9,80 - 14,75	0,39 - 0,56
	tíbia média	7,83 - 9,09	0,29 - 0,50
	tíbia curta	5,46 - 7,53	0,22 - 0,38

S, soldado: mandibulado (SM), nasuto não-geófago (SNNG), nasuto geófago (SNG). Ta, comprimento/largura das tíbias anteriores: longa $\geq$ 9,60; 7,60 $<$ média $<$ 9,60; curta $\leq$ 7,60. TA/A, comprimento da tíbia anterior/comprimento do abdome.

Cabeça do soldado, vistas dorsal e lateral esquerda. 1-2, **Syntermes dirus**; 3-4, **Paracornitermes emersoni**; 5-6, **Cornitermes cumulans**; 7-8, **Rhynchotermes nasutissimus**.

Cabeça do soldado, vistas dorsal e lateral esquerda. 9-10, **Embiratermes festivellus**; 11-12, **Ibitermes curupira**; 13-14, **Cyrilliotermes cupim**; 15-16, **Curvitermes odontognathus**.

Cabeça do soldado, vistas dorsal e lateral esquerda. 17-18, **Angularitermes orestes**; 19-20, **Cyranotermes timuassu**; 21-22, **Coatitermes clevelandi**; 23-24, **Caetetermes sp.n.**

Cabeça do soldado, vistas dorsal e lateral esquerda. 25-26, **Coendutermes tucum**; 27-28, **Rotunditermes bragantinus**. Mandíbulas do soldado, vista ventral. 29, **Cyrilliotermes cupim**; 30, **Caetetermes taquarussu**. Perna anterior do soldado. 31, **Caetetermes taquarussu**; 32, **Cyrilliotermes cupim**.

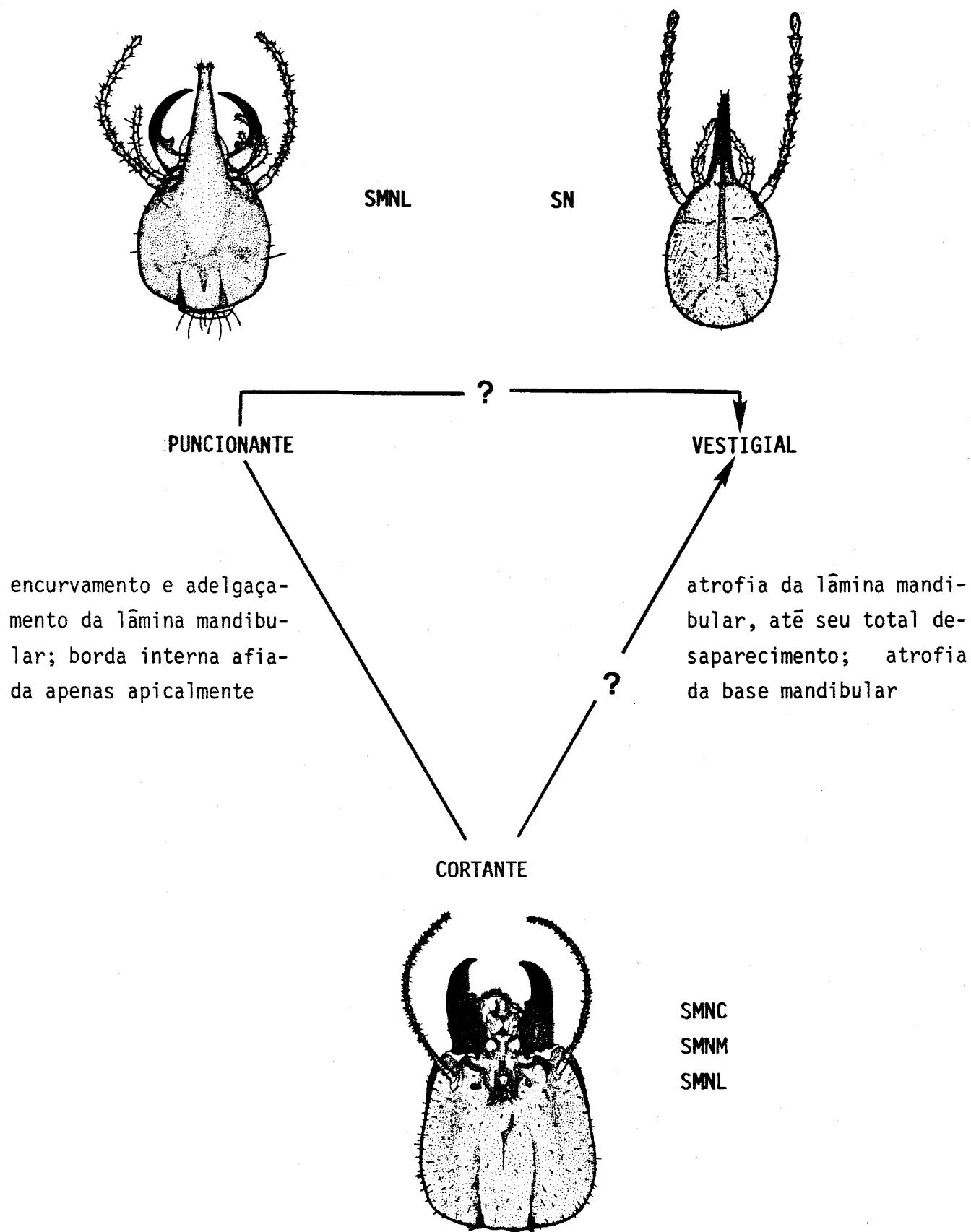
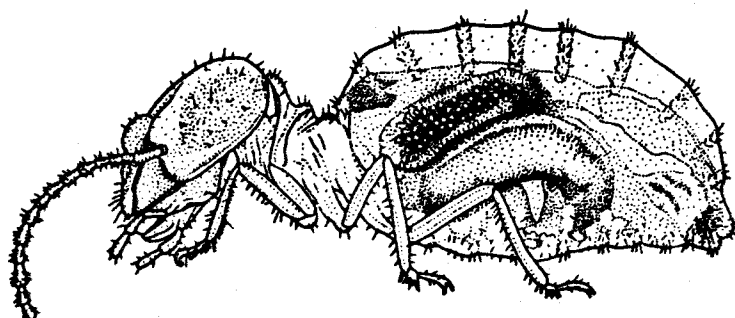



Figura 33. Série de transformação evolutiva dos padrões mandibulares do soldado dos Nasutitermitidae, segundo o padrão do soldado: soldado mandibulado com nariz curto (SMNC), médio (SMNM) ou longo (SMNL), e soldado nasuto (SN).

TUBO DIGESTIVO DO OPERÁRIO

I. INTRODUÇÃO

A coleção de características do intestino do operário, representada pela morfologia dos componentes e padrão de enrolamento, tem-se mostrado cada vez mais importante para a sistemática da família Termitidae (Grassé & Noirot, 1954; Noirot & Kovoor, 1958; Kovoor, 1969; Noirot & Noirot-Timothée, 1969; Sands, 1972a; Mathews, 1977; Johnson, 1979; Fontes, 1981a, 1985c, apêndice 2). A anatomia do intestino do operário dos Nasutitermitinae neotropicais é conhecida, de modo mais completo, para apenas 11 gêneros (Fontes, 1981a, 1981b, apêndice 2; Fontes & Terra, 1981; Cancello, 1982). Os outros poucos trabalhos existentes apresentam comentários ou descrições parciais do tubo digestivo (Kovoor, 1969; Mathews, 1977).

Este capítulo apresenta um estudo comparativo da anatomia intestinal (incluindo enrolamento e morfologia das partes) do operário de todos os 31 gêneros neotropicais da subfamília Nasutitermitinae. O objetivo é fornecer dados anatômicos substanciais, delinear as principais linhas evolutivas e apresentar algumas considerações sobre as adaptações anatômicas ao regime alimentar. Excluem-se do presente estudo a estrutura da armadura quitinosa interna da moela e da valva entérica.

II. ALIMENTAÇÃO

Antes do estudo anatômico do tubo digestivo é necessário apresentar um resumo da biologia alimentar dos Nasutitermitinae neotropicais.

Todos os hábitos alimentares presentes nos Isoptera estão representados nos Nasutitermitinae neotropicais, com exceção da ingestão de fungos cultivados em "jardins de fungos", hábito restrito à subfamília Macrotermitinae, ausente no Novo Mundo. Informações sobre alimentação geralmente estão esparsas na literatura. Pouco ou nada se conhece acerca da biologia alimentar, em diversos gêneros. A súmula apresentada a seguir reporta-se principalmente a alguns extensos estudos de vários autores (Silvestri, 1903: 110-142; Araujo, 1970: 552-569; Mathews, 1977: 141-243; Coles, 1980: 38-53;Mill, 1982: 28-47, 127-140) e à experiência pessoal do autor. Referências serão citadas quando necessário.

O hábito alimentar dos 11 gêneros com soldados mandibulados é muito variado. **Syntermes** e **Rhynchotermes** forrageiam em campo aberto, **Syntermes** para corte de folhas e gramíneas e coleta de folhedo, e **Rhynchotermes** para coleta de folhedo. Os demais gêneros alcançam as fontes alimentares mediante galerias subterrâneas, ou pelo menos sob a proteção de fina camada de solo ou de detritos à superfície. A alimentação em **Cornitermes** é variada e parece excluir solo: toda sorte de material vegetal subterrâneo, vivo ou morto, como raízes, tubérculos, rizomas, sementes e toletes de cana-de-açúcar, material vegetal à superfície, como fezes de bovinos e equinos, folhedo (**C. snyderi**;Mathews, 1977: 154) e troncos (**C. bequaerti**; Mathews, 1977: 151). **C. cumulans** chega a atacar mesmo o revestimento de borracha de cabos telefônicos, danificando-os seriamente (Fontes, obs. pessoal) mas provavelmente não com propósitos alimentares, e em laboratório aprecia cereais industrializados, como aveia e trigo (Torales, 1982-1984: 111). A alimentação de **Procornitermes** parece ser semelhante à de **Cornitermes**, porém com tendência ao consumo de material bem decomposto; **P. araujoi** parece ser capaz de ocasionalmente forragear em campo aberto, para coleta de gramíneas em decomposição (Coles de Negret & Redford, 1982: 100). O regime alimentar da **Armitermes** é variado e parece excluir o geófago: **A. euamignathus** alimenta-se preferencialmente de madeira morta, e secundariamente de raízes e folhedo (Domingos, 1983: 340), e **A. cerradoensis** do denso en

raizamento de tufos de gramíneas (Mathews, 1977: 213). **Paracornitermes**, **Labiotermes**, **Embiratermes**, **Cyrilliotermes**, **Curvitermes** e provavelmente também **Ibitermes** ingerem matéria vegetal bem decomposta, em mistura com grande quantidade de solo, ou ingerem diretamente solo, além de eventualmente fezes de bovinos e equinos.

Oito gêneros com soldados nasutos (**Angularitermes**, **Cyranotermes**, **Agnathotermes**, **Convexitermes**, **Coatitermes**, **Subulitermes**, **Araujotermes** e **Atlantitermes**) ingerem solo com matéria orgânica em mistura, matéria orgânica bem degradada, ou, quando inquilinos em ninhos de outros cupins, os resíduos orgânicos ali presentes.

Nos demais 12 gêneros com soldados nasutos a alimentação é mais variada. **Tenuirostritermes**, **Velocitermes** e **Constrictotermes** forrageiam em campo aberto, **Tenuirostritermes** (Weesner, 1970: 520) e **Velocitermes** para coleta de fragmentos de gramíneas e folhedo, e **Constrictotermes** (Mill, 1982: 26-27, 31, 44, 138) em busca de cascas macias e microepífitas nas árvores que hospedam o ninho. **Diversitermes** consome madeira podre; Mill (1982: 44, 138) reportou forrageamento em campo aberto para **D. diversimiles** e Fontes (obs. pessoal) encontrou **D. castaniceps** forrageando sob fina camada de folhedo à superfície do solo. **Triangularitermes**, e provavelmente também **Caetetermes** (Fontes, 1981b: 139), consome madeira bem decomposta e resíduos orgânicos no solo. **Rotunditermes** alimenta-se possivelmente de raízes vivas que invadem o ninho (Mathews, 1977: 62-63). **Nasutitermes** utiliza grande variedade de fontes alimentares, como madeira morta em vários graus de decomposição, raízes de gramíneas, folhedo e matéria orgânica no solo. **Obtusitermes** foi coletado em madeira em decomposição (**O. panamae**, Snyder, 1924: 22), toletes de cana-de-açúcar (**O. aequalis**, Snyder, 1924: 24) e folhedo, forrageando em campo aberto (**O. bacchanalis**, Mathews, 1977: 178, 179). **Cortaritermes** consome raízes e caules de gramíneas. **Parvitermes** alimenta-se de madeira em decomposição (**P. discolor**, Wolcott, 1936: 47, 1941: 43, 1948: 69; **P. wolcotti**, Martorell, 1945: 361, Wolcott, 1948: 69), cana-de-açúcar e matéria vegetal em decomposição no solo (**P. pallidiceps**, Wolcott, 1925: 422). Mill (1982: 32) assinala que **Coendutermes** ingere "organically rich soil".

III. PADRÕES MORFOLÕGICOS

A morfologia dos componentes do intestino do operário dos Nasutitermitinae foi estudada por Kovoor (1969), que definiu 3 padrões básicos para a subfamília, de acordo com características apresentadas pela moela, junção mesêntero-proctodeal e valva entérica: padrões **Syntermes**, **Nasutitermes** e **Postsubulitermes**. O tipo de soldado e o regime alimentar estão associados aos padrões propostos por Kovoor. O estudo pioneiro de Kovoor contém descrições detalhadas da moela, segmento misto, túbulos de Malpighi e valva entérica, mas é muito suscinto no que concerne à descrição dos outros componentes e não inclui o enrolamento intestinal. Recentemente, Fontes (1981a, apêndice 2) descreveu 3 padrões intestinais para os gêneros nasutos geófagos neotropicais: padrões **Convexitermes**, **Cyranotermes** e **Angularitermes**; o padrão **Postsubulitermes** não está presente nos gêneros neogropicais.

A morfologia do tubo digestivo do operário dos 31 gêneros neotropicais de Nasutitermitinae é dada nas figuras 34-302 e tabela 6, e em Fontes (1981a, apêndice 2).

1. Padrão **Syntermes**

Este padrão inclui os 11 gêneros dotados de soldados mandibulados, exclusivos da região Neotropical, entre os quais estão os mais primitivos da subfamília. Todos os regimes alimentares da subfamília estão representados. Kovoor (1969) estudou espécies dos gêneros **Syntermes**, **Labiotermes**, **Procornitermes**, **Cornitermes**, **Armitermes** e **Rhynchotermes**. Convém notar que **Rhynchotermes nasutissimus** de Kovoor pode ser outra espécie, pois apresenta algumas pequenas diferenças em relação ao material aqui estudado, quanto ao formato do primeiro segmento proctodeal e inserção de valva entérica; a espécie de **Armitermes**, não identificada, é congenérica com **A. euamignathus** deste trabalho.

Tubo digestivo (Kovoor, 1969). Moela volumosa (1/10 a 1/13 do comprimento abdominal) e com armadura bem esclerotizada. Segmento misto dilatado, ou tubular, ou ambos, e com 1-2 linguetas mesentéricas. Valva entérica fraca ou fortemente armada, com simetria de ordem 3 ou bilateral. Além dessas características principais, as seguintes características adicionais são assinaladas ao longo do trabalho de Kovoor: papo pouco vo-

lumoso; mesêntero curto; túbulos de Malpighi não dilatados proximalmente ou, como em **Procornitermes**, discretamente dilatados em ampola junto ao ponto de inserção; túbulos de Malpighi inseridos em 2 pares (exceto em **Armitermes**, onde os 4 túbulos fundem-se na base, formando uma estrutura alongada, delicadamente dilatada) proximalmente no segmento misto, na junção mesêntero-proctodeal interna ao arco mesentérico; primeiro segmento proctodeal variavelmente alongado e dilatado, sendo tubular apenas em **Rhynchotermes**; pança dilatada, com formato variável; cólon curto em **Procornitermes** e longo nos demais gêneros.

O presente estudo permite reconhecer a existência de um padrão de tubo digestivo comum a todos os 11 gêneros dotados de soldados mandibulados, conforme proposto por Kovoor. Entretanto, a ocorrência de ampla variação entre as espécies em alguns gêneros, nos poucos casos conhecidos, requer alguma exemplificação preliminar, para evitar generalizações ou particularizações viciosas nas descrições e discussões que se seguirão. Os melhores exemplos são **Procornitermes** e **Labiotermes**. Em **Procornitermes** (excluindo **P. romani**, cujo tubo digestivo é desconhecido), de acordo com a figura 7 de Kovoor (1969), figuras 35-59 de Cancello (1982) e 67-76 deste trabalho, há 2 subpadrões intestinais. **Procornitermes lespesii** (figs. 67-76) e **P. striatus**, cujos soldados apresentam labro com bordas arredondadas, sem angulosidades ponteagudas, têm a moela conectada mais posteriormente ao mesêntero (o grau mais extremo é encontrado em **P. lespesii**), segmento misto com lingueta mesentérica aproximadamente circular na metade apical, primeiro segmento proctodeal dilatado, longo e muito globoso, e parte anterior da pança alongada e muito menos volumosa do que o primeiro segmento proctodeal; os túbulos de Malpighi, cujo padrão de inserção é difícil de ser visualizado, parecem inserir-se individualmente e sem qualquer dilatação, em 2 pares na junção mesêntero-proctodeal da porção proximal tubular do segmento misto. **Procornitermes romani**, com labro do soldado similar, deve apresentar tubo digestivo semelhante ao de **P. lespesii** e **P. striatus**. **Procornitermes araujoi** e **P. triacifer**, cujos soldados apresentam labro formando uma angulosidade ponteaguda de cada lado, têm a moela conectada mais anteriormente ao mesêntero (cerca de 1 diâmetro do mesêntero afastada do ápice), segmento misto com lingueta mesentérica alongada (lembra a de **Cornitermes**, figs. 82, 89), primeiro segmento proctodeal, embora tão longo quanto em **P. lespesii** e **P. striatus** e dilatado, distintamente

mais tubular (como em **Cornitermes**), e parte anterior da pança globosa (muito semelhante ā de **Cornitermes**), mais volumosa do que em **P. lespesii** e **P. striatus**, e aproximadamente tão volumosa quanto o primeiro segmento proctodeal; os tūbulos de Malpighi são fundidos proximalmente em um par de ampolas (fortemente dilatadas?) afastadas entre si (**P. triacifer**) ou em uma ampola ūnica (fortemente dilatada?)(**P. araujoi**), inseridas na junção mesēntero-proctodeal da porção proximal tubular do segmento misto. A armadura da valva entērica ē muito semelhante nessas 4 espēcies de **Procornitermes**. Em **Labiotermes** hā diferenças no segmento misto, primeiro segmento proctodeal e valva entērica, nos poucos casos estudados. O segmento misto ē composto por 2 linguetas mesentēricas e o primeiro segmento proctodeal ē grandemente dilatado (como em **Syntermes** e **Paracornitermes**, figs. 35-37, 40-43, 50-52, 54-57) em **L. pelliceus** (Kovoor, 1969: 201-204, fig. 4); o segmento misto tem uma lingueta mesentērica e o primeiro segmento proctodeal ē mais alongado em **L. brevilabius** (figs. 59-60, 63-66). A armadura da valva entērica tem nūmero variāvel de espessamentos musculosos longitudinais, densamente revestidos com espinhos longos e ponteagudos; hā 6 espessamentos longitudinais em **L. pelliceus** (Kovoor, 1969: 205, pl. II, fig. 3) e **L. leptothrix** (Mathews, 1977, pl. 49), 3 espessamentos em **L. labralis** (Mathews, 1977, pl. 48) e 1 ūnico espessamento em **L. brevilabius** (fig. 61). Ē razoāvel supor que variações serão encontradas no tubo digestivo dos demais gēneros, principalmente naqueles com maior nūmero de espēcies e/ou capazes de explorar maior variedade de recursos alimentares, como **Syntermes**, **Cornitermes** e **Nasutitermes**.

Tubo digestivo, padrão geral (figs. 34-157, tabela 6). Moela volumosa e moderadamente volumosa (1/8 a 1/13 do comprimento abdominal); o grau de esclerotização da armadura moelar, forte e moderado, decresce de acordo com o decrēscimo do volume moelar. Papo pouco volumoso. Arco mesentērico moderadamente longo (cerca de 2/3 de circunferēncia em **Syntermes** e **Armitermes**) a curto (cerca de 1/2 circunferēncia em **Rhynchotermes**, **Curvitermes** e **Cyrilliotermes**). Segmento misto com 1 ou 2 linguetas mesentēricas, a menor situada sempre mais internamente no arco mesēntero-proctodeal. Tūbulos de Malpighi não dilatados proximalmente ou discretamente dilatados apenas junto ao ponto de inserção (**Embiratermes**, fig. 118 e algumas espēcies de **Procornitermes**); tūbulos de Malpighi

inseridos proximalmente no segmento misto (também em **Procornitermes**?), na junção mesêntero-proctodeal interna ao arco mesentérico, opondo-se à lingueta mesentérica do segmento misto. Primeiro segmento proctodeal dilatado, bem mais largo que o mesêntero. Valva entérica fraca a fortemente armada, com simetria de ordem 3 ou bilateral, e sempre fracamente inserida na pança. Pança composta de uma parte anterior volumosa e dilatada, separada da parte posterior menor e mais tubular por uma constricção interna ao arco mesentérico. Cólon tubular, moderadamente longo a longo.

In situ, o papo, pouco volumoso, nunca ocupa toda a largura do abdome. A junção mesêntero-proctodeal (excluídas as linguetas mesentéricas do segmento misto) localiza-se sempre na metade direita do abdome. O primeiro segmento proctodeal, muito volumoso, reparte com a pança a maior parte da câmara abdominal e dá seqüência à valva entérica posteriormente no abdome (4º a 8º segmento abdominal). A valva entérica situa-se sempre na metade esquerda do corpo, em posição dorso-lateral a ventral (no máximo alcançando a linha média ventral, como em **Procornitermes**, fig. 75). A transição entre as partes anterior e posterior da pança encontra-se dentro do arco mesentérico. O cólon proximal dirige-se para a direita, entre o arco mesentérico e a pança, emergindo como cólon distal na metade direita do corpo, exceto em **Syntermes**, onde o cólon dirige-se retilineamente para trás ao longo do abdome.

2. Padrão **Nasutitermes**

Gêneros dotados de soldados nasutos, com regime alimentar variado, excluindo o geófago. Kovoor (1969) estudou espécies dos gêneros **Nasutitermes**, **Trinervitermes**, **Baucaliotermes**, **Leptomyxotermes**, **Fulleritermes**, **Rhadinotermes**, da Região Etiópica, **Hospitalitermes**, da Região Oriental, **Tumulitermes** e **Occasitermes**, da Região Australiana.

Tubo digestivo (Koovor, 1969). Moela relativamente volumosa (1/12 a 1/16 do comprimento abdominal) e com armadura bem esclerotizada (menos, porém, do que nos gêneros do padrão **Syntermes**). Segmento misto tubular, com uma lingueta mesentérica, e eventualmente reduzido. Túbulos de Malpighi dilatados proximalmente, ao longo de uma certa extensão do primeiro segmento proctodeal, e inseridos proximalmente no segmento misto,

na junção mesêntero-proctodeal oposta à lingueta mesentérica do segmento misto. Primeiro segmento proctodeal tubular, curto a muito longo. Valva entérica fracamente armada, com simetria de ordem 3 ou bilateral. Características acessórias, reunidas das descrições de Kovoor, são: valva estomodeal longa; mesêntero moderadamente curto a longo;pança em bolsa única (reportada para **Nasutitermes**), tendendo a bi ou trissegmentada (respectivamente **Tumulitermes** e **Occasitermes**).

O estudo dos 12 gêneros nasutos neotropicais mostra uma concordância geral com o padrão apresentado por Kovoor, baseado em exemplos extra-neotropicais. O padrão geral para os gêneros neotropicais, apresentado abaixo, inclui aspectos do enrolamento, previamente conhecido em poucos casos (Johnson, 1979, **Nasutitermes**; Fontes & Terra, 1981, **Nasutitermes**; Fontes, 1981b, **Caetetermes**).

Tubo digestivo, padrão geral (figs. 158-302, tabela 6). Valva estomodeal moderadamente longa a longa. Moela moderadamente volumosa (1/12 a 1/17 do comprimento abdominal);o grau de esclerotização da armadura da moela, forte a moderado, decresce de acordo com o decréscimo do volume moelar, porém ela não é tão fortemente esclerotizada como no padrão **Syntermes**. Arco mesentérico longo (3/4 ou mais de circunferência em **Diversitermes** e **Tenuirostritermes**) a muito curto (cerca de meia circunferência em **Obtusitermes**, **Cortaritermes** e **Parvitermes**). Segmento misto com uma lingueta mesentérica, estendendo-se externamente ao segmento. Túbulos de Malpighi geralmente fortemente dilatados proximalmente ao longo do segmento misto (pouco dilatados em **Constrictotermes**, fig. 180 e não dilatados em **Diversitermes**, fig. 212); túbulos de Malpighi inseridos proximalmente no segmento misto, geralmente na junção mesêntero-proctodeal da face interna ou ventral do segmento (em **Tenuirostritermes**, túbulos inseridos junto à base da lingueta mesentérica, na face externa do segmento misto, figs. 197, 203; em **Velocitermes**, túbulos inseridos diretamente no mesêntero, figs. 220-221). Primeiro segmento proctodeal tubular, curto (fig. 167) a muito longo (figs. 269-272), pouco mais delgado que o mesêntero. Valva entérica fracamente armada, com simetria de ordem 3 ou bilateral. Pança composta por uma parte anterior volumosa e dilatada, separada de uma parte posterior menor e mais tubular por uma constricção interna ao arco mesentérico (a parte posterior da pança é muito reduzida, sob a forma de pequeno cone, e rebatida ventralmente pelo volumoso papo, em **Constrictotermes**, fig. 184). Cólon tubular, curto (**Tenuirostri-**

termes, fig. 202) a longo.

In situ, o papo não ocupa toda a largura do abdome, exceto em **Constrictotermes** (figs. 185-192), onde ele é muito volumoso. A junção mesêntero-proctodeal (excluída a lingueta mesentérica do segmento misto) localiza-se na metade direita do corpo. A valva entérica está localizada posteriormente no abdome (4º/5º ao 7º segmentos abdominais), exceto em **Obtusitermes** (3º segmento abdominal), ora na metade esquerda, ora na metade direita do corpo. A transição entre as partes anterior e posterior da pança encontra-se dentro do arco mesentérico. O cólon proximal dirige-se para a direita, entre o arco mesentérico e a pança, emergindo como cólon distal na metade direita do corpo.

3. Padrão **Convexitermes**

Kovoor (1969) definiu o padrão **Postsubulitermes** para o tubo digestivo dos gêneros com soldados nasutos e regime alimentar geófago. Seu estudo baseou-se em 6 gêneros etiópicos. Recentemente, esse assunto foi extensamente revisto por Fontes (1981a, apêndice 2), que definiu 4 padrões de tubo digestivo, dos quais 3 incluem gêneros neotropicais: padrões **Convexitermes**, **Cyranotermes** e **Angularitermes**. O padrão **Convexitermes** inclui os gêneros **Convexitermes**, **Atlantitermes**, **Araujotermes**, **Coatitermes**, **Subulitermes** e **Agnathotermes**, da Região Neotropical, e **Eutermellus**, **Afrosubulitermes** e **Verrucositermes**, da Região Etiópica.

Tubo digestivo (tabela 6; Fontes, 1981a; apêndice 2, figs. 4-30, 40-45, 66-101). Moela pouco volumosa (1/17 a 1/26 do comprimento abdominal); armadura pouco esclerotizada, ocasionalmente simplificada. Arco mesentérico moderadamente longo (2/3 de circunferência) a curto (cerca de meia circunferência). Segmento misto ausente. Túbulos de Malpighi geralmente dilatados em pequena ampola junto ao ponto de inserção e inseridos na face interna da alça intestinal, na junção mesêntero-proctodeal. Primeiro segmento proctodeal tubular, curto. Valva entérica fraca ou fortemente armada, com simetria de ordem 3 ou bilateral. Pança composta por uma parte anterior volumosa e dilatada, separada da parte posterior, mais tubular e menor, por uma constricção interna ao arco mesentérico. Cólon longo, tubular, ocasionalmente dilatado.

In situ, o intestino forma uma massa estreita e longa (comprimento mais de 2 vezes maior que a largura). O papo e a moela são parcialmente obscurecidos pela parte posterior da pança, em vista dorsal. A junção mesêntero-proctodeal localiza-se na metade direita do corpo. O primeiro segmento proctodeal é anterior ao mesêntero, em vista ventral, formando um arco com concavidade posterior. A valva entérica, localizada em posição ventro-lateral a dorso-lateral na metade esquerda do corpo, está em orientação grosseiramente paralela ao eixo longitudinal do corpo. A transição entre as partes anterior e posterior da pança encontra-se dentro do arco mesentérico. O cólon proximal dirige-se à direita entre o mesêntero e a pança, emergindo como cólon distal na metade direita do corpo.

4. Padrão **Cyranotermes**

Inclui o gênero neotropical Cyranotermes (tabela 6; Fontes, 1981a; apêndice 2, figs. 36-39, 47, 110-113). Difere do padrão **Convexitermes** pela presença de segmento misto curto e com grande predomínio de tecido mesentérico (apêndice 2, fig. 47), valva entérica muito fortemente armada, e cólon dilatado na metade do seu percurso.

5. Padrão **Angularitermes**

Inclui o gênero neotropical **Angularitermes** (tabela 6; Fontes, 1981a; apêndice 2, figs. 32-35, 46, 102-109). Difere do padrão **Convexitermes** pelas características seguintes. Moela moderadamente volumosa (1/15 do comprimento abdominal); armadura bem esclerotizada. Mesêntero moderadamente longo (cerca de 3/4 de circunferência). Segmento misto (apêndice 2, fig. 46) em bisel, com túbulos de Malpighi inseridos proximalmente na face interna do arco, diretamente no mesêntero, e dilatados proximalmente ao longo de seu curso mesentérico. Valva entérica dorsal na metade esquerda do corpo, fortemente armada. Parte posterior da pança mais volumosa que a parte anterior. Cólon dilatado nos 2/3 proximais. **In situ**, o intestino forma uma massa curta e larga (comprimento menos

que 2 vezes a largura). O papo e a moela são completamente ocultos pela parte posterior da pança, em vista dorsal. O primeiro segmento proctodeal estende-se diretamente para trás a partir da junção mesêntero-proctodeal (a qual localiza-se mais anteriormente no corpo) e passa para o dorso, localizando dorsalmente a valva entérica.

IV. EVOLUÇÃO DO TUBO DIGESTIVO DOS NASUTITERMITINAE NEOTROPICAIS

O tubo digestivo, particularmente o segmento misto e o primeiro segmento proctodeal, provou ser fundamental para a compreensão da evolução dos gêneros neotropicais de Nasutitermitinae.

1. Padrão **Syntermes**

SEGMENTO MISTO

No padrão **Syntermes** o segmento misto é sempre bem desenvolvido e de estrutura variada: 1 ou 2 linguetas mesentéricas inseridas internamente, lateralmente ou externamente no arco intestinal; dilatado ou tubular; quase sempre muito longo; linguetas mesentéricas internas ao arco intestinal,sempre fortemente constrictas proximalmente.

A primeira tendência evolutiva observada no segmento misto dos Nasutitermitinae parece ser a redução no número de linguetas mesentéricas, partindo de 2 linguetas internas ao arco intestinal (**Syntermes**, **Paracornitermes**, **Cornitermes**, figs. 34-57,77-90), para 1 única lingueta (**Rhynchotermes**, algumas espécies de **Labiotermes**, e talvez **Procornitermes**, figs. 58-76, 91-102). Essa redução resulta do desaparecimento da lingueta mesentérica menor, localizada mais internamente no arco intestinal e um tanto dorsalmente no intestino **in situ** (figs. 40, 45, 87), e sempre dorsalmente à inserção dos túbulos de Malpighi.

A lingueta mesentérica única do segmento misto dos demais gêneros, nascendo lateralmente ou externamente no arco intestinal (figs. 103-155), na ausência de qualquer evidência a favor de uma origem independente, levanta a questão acerca de sua homolo-

gia ou com a lingueta mesentérica maior, ou com a lingueta mesentérica menor da condição ancestral. Podemos admitir que, com o total desaparecimento evolutivo da lingueta mesentérica menor, a lingueta mesentérica maior, remanescente na face interna do arco intestinal, tenha evoluído para a posição lateral (figs. 123, 135),e externa (figs.146, 155) no segmento misto mediante a gradual rotação do segmento misto em torno de seu eixo longitudinal (acompanhar a seqüência das figuras 88, 123 e 146). Uma forte evidência a favor de tal homologia e da rotação axial do segmento misto advém da criteriosa análise da inserção dos túbulos de Malpighi em relação à lingueta mesentérica. Os túbulos de Malpighi são inseridos aos pares, na face interna do arco intestinal. O ponto hipotético equidistante dos 2 pares de túbulos está mais próximo da margem interna da lingueta mesentérica maior (ou única) dos gêneros com lingueta interna ao arco intestinal (figs. 37, 50, 60, 71, 82, 96). Situação idêntica é encontrada nos gêneros con lingueta lateral (**Embiratermes** e **Cyrilliotermes**, figs. 118, 128), enquanto nos gêneros com lingueta externa ao arco intestinal, representativos dos graus extremos de rotação do segmento misto, os túbulos opõem-se à lingueta (**Armitermes**, fig. 140) ou mesmo aproximam-se da margem oposta da lingueta (grau máximo de rotação, **Curvitermes**, fig. 150).

O segmento misto de **Ibitermes** (figs. 104-107, 113-115) ilustra uma curiosa rotação, exatamente intermediária entre os extremos representados por **Syntermes** e **Curvitermes**. A parte proximal do segmento misto sofreu rotação completa, conectando a lingueta mesentérica externamente no arco mesentérico, como em **Curvitermes**, enquanto a parte distal não sofreu rotação e encontra-se na posição ancestral de **Syntermes**. Assim, as porções mesentérica e proctodeal configuram uma dupla hélice no segmento misto de **Ibitermes**, a qual é talvez a mais forte evidência a favor da hipótese da rotação axial do segmento misto nos gêneros do padrão **Syntermes**.

Há uma tendência evolutiva geral de tubulização do segmento misto nos gêneros do padrão **Syntermes**, acompanhando a rotação axial do segmento misto. O segmento misto é tubular apenas muito proximalmente em **Syntermes** (figs. 35-37) e inteiramente tubular em **Armitermes** e **Curvitermes** (figs. 140-141, 145-148, 150, 154-156).

O segmento misto é longo nos gêneros do padrão **Syntermes**, exceto em **Embiratermes** e **Cyrilliotermes**, nos quais a lingueta mesentérica, posicionada lateralmente no segmento misto, é curta (figs. 123-124, 127, 135-136)(apomorfia).

PRIMEIRO SEGMENTO PROCTODEAL

Em todos os gêneros do padrão **Syntermes**, o primeiro segmento proctodeal é dilatado em uma vasta bolsa, muito mais larga que o mesêntero. Tendência à tubulização é nítida em **Rhynchotermes** (figs. 92, 101-102) e em algumas espécies de outros gêneros, pelo menos **Labiotermes** e **Procornitermes** (figs. 65-66; Kovoor, 1969, fig. 7, **P.triacifer**)

O primeiro segmento proctodeal é tubular ao longo da porção proximal do segmento misto, e habitualmente também na porção que precede a valva entérica. Primitivamente, a porção terminal do primeiro segmento proctodeal é orientada ventralmente. Esta condição é encontrada nos gêneros em que a lingueta mesentérica do segmento misto é interna ao arco intestinal (figs. 43, 57, 66, 76, 90, 102), e conservada em **Armitermes** e **Curvitermes**, com lingueta mesentérica do segmento misto externa ao arco intestinal (figs. 148, 157). Em **Ibitermes, Embiratermes** e **Cyrilliotermes**, a porção terminal do primeiro segmento proctodeal é orientada para o dorso (figs. 116, 125, 137).

O primeiro segmento proctodeal termina em localização ventro-lateral a dorso-lateral na metade esquerda do abdome. Nunca alcança o dorso.

2. Padrão **Nasutitermes**

Nos gêneros com soldados nasutos o segmento misto (quando presente) e o primeiro segmento proctodeal são inteiramente tubulares. A lingueta mesentérica do segmento misto nunca é interna ao arco intestinal.

SEGMENTO MISTO

No padrão **Nasutitermes** o segmento misto está sempre presente e mostra uma tendência evolutiva ao alongamento. Esta tendência, a partir de um certo comprimento do segmento misto, passa a ser acompanhada pelo progressivo adelgaçamento da porção proximal da lingueta mesentérica. Excluídos **Tenuirostritermes, Velocitermes** e **Diversitermes**, que serão discutidos a seguir, o segmento misto é curto (cerca de 2 vezes mais comprido que largo) em **Coendutermes, Caetetermes** e **Rotunditermes** (figs. 162,170,225). Nesses 3 gêneros a lingueta mesentérica compõe mais de 50% da secção transversal do

segmento misto. O segmento misto de **Constrictotermes** (figs. 180-181) é similarmente curto, mas a lingueta mesentérica representa metade da secção transversal do segmento misto. O segmento misto de **Triangularitermes** (figs. 234-236) é cerca de 3 vezes mais longo que largo e sua lingueta mesentérica, como nos gêneros a seguir, compõe cerca da metade da secção transversal do segmento misto, exceto proximalmente, onde ela é adelgaçada. O segmento misto é longo (cerca de 5 vezes mais comprido que largo) em **Nasutitermes, Cortaritermes, Parvitermes** e **Obtusitermes** (figs. 245-302). A lingueta mesentérica é constricta no 1/3 proximal do segmento misto dos três primeiros gêneros, e reduzida a um fino pedúnculo ao longo da metade proximal do segmento misto em **Parvitermes** (figs. 279, 285).

O alongamento do segmento misto no padrão **Nasutitermes** parece ocorrer mediante expansão do proctodeo, anteriormente ao longo do tubo intestinal, conforme se pode verificar através da localização do ápice e da base da lingueta mesentérica no segmento abdominal. O ápice da lingueta mesentérica localiza-se aproximadamente no mesmo segmento abdominal que a moela (1º a 2º segmento abdominal; exceto **Rotunditermes**, com moela no 3º segmento abdominal) e ventralmente no plano sagital do corpo (ou apenas ultrapassando-o discretamente para o lado esquerdo do corpo, como em **Caetetermes, Triangularitermes, Nasutitermes, Cortaritermes** e **Obtusitermes**). Por outro lado, a base do segmento misto encontra-se cada vez mais posteriormente no corpo: 1º ao 3º segmento abdominal nos gêneros com segmento misto curto (**Rotunditermes, Coendutermes, Caetetermes, Constrictotermes, Tenuirostritermes, Triangularitermes**), e 3º segmento abdominal ao limite entre o 4º e o 5º segmentos nos gêneros com segmento misto longo (**Nasutitermes, Cortaritermes, Parvitermes** e **Obtusitermes**). O alongamento da lingueta mesentérica é então consequente ao encurtamento do mesêntero tubular, e não à expansão distal da própria lingueta.

O processo acima referido, de regressão do mesêntero tubular e sua substituição por proctodeo, parece predominar lateralmente à inserção dos túbulos de Malpighi, de modo que os túbulos terminam inseridos no ápice de uma lingueta mesentérica secundária, interna ao arco intestinal (figs. 225, 234, 252, 264, 279, 294, 300). Também, nos casos em que o segmento misto é mais longo, a perda de tecido do mesêntero tubular tende a resultar em um anel completo de tecido proctodeal em torno do intestino,

de modo a adelgaçar proximalmente a lingueta mesentérica (figs. 254, 263, 269, 285, 295, 299).

O segmento misto de **Tenuirostritermes**, **Velocitermes** e **Diversitermes** merece alguns comentários à parte. Esses 3 gêneros, junto com **Constrictotermes**, parecem compor um grupo natural, com similaridades nas mandíbulas do alado, e no formato da cabeça e rapidez de movimentos do soldado. O segmento misto de **Tenuirostritermes** (figs. 197-198) é muito semelhante ao de **Constrictotermes**, porém os túbulos de Malpighi estão inseridos bem lateralmente na junção mesêntero-proctodeal da base da lingueta mesentérica, escondendo-a parcialmente. O segmento misto de **Diversitermes** e **Velocitermes** é muito curto, em bisel (figs. 211, 220); os túbulos de Malpighi não se inserem na junção mesêntero-proctodeal, mas diretamente no mesêntero, próximos à base do segmento misto. Um segmento misto em bisel, semelhante ao de **Diversitermes** e **Velocitermes** é encontrado também em **Angularitermes** (apêndice 2, fig. 46), com túbulos de Malpighi igualmente inseridos no mesêntero.

A origem do segmento misto em bisel é obscura. A extensão do tecido mesentérico total (isto é, incluindo mesêntero e lingueta mesentérica) de **Diversitermes**, **Velocitermes** e **Angularitermes**, formando quase uma circunferência completa nas vistas ventrais do tubo digestivo **in situ** (fig. 217; apêndice 2, fig. 104) é comparável à de **Coendutermes**, **Caetetermes** e **Rotunditermes** (figs. 167, 177, 231). Isto mostra que o segmento misto em bisel provavelmente evoluiu a partir de um ancestral com segmento misto similar ao dos gêneros referidos, mediante expansão distal de tecido mesentérico, lateral e internamente ao arco intestinal. Assim, o encurtamento do segmento misto em bisel é conseqüente a essa expansão distal de tecido mesentérico, e não devido ao encurtamento da lingueta mesentérica. A mesenterialização da inserção dos túbulos de Malpighi no segmento misto em bisel é secundária à expansão mesentérica distal.

Uma evidência a favor do mecanismo evolutivo proposto para o segmento misto em bisel seria representada pela condição intermediária presente em **Cyranotermes** (apêndice 2, fig. 47).

Uma última consideração acerca do segmento misto do padrão **Nasutitermes** refere-se à posição da lingueta mesentérica no arco intestinal. Ela nunca é interna ao arco. Na maioria dos gêneros com lingueta curta ela é um tanto lateral (figs. 166-167,

176-177, 230-231); nitidamente lateral em **Tenuirostritermes**, figs. 203-204), lembrando mais **Embiratermes** e **Cyrilliotermes** (figs. 123-124, 135-136) do que **Armitermes** e **Curvitermes** (figs. 146-147, 155-156), do padrão **Syntermes**. Isto provavelmente reflete proximidade filogenética: à semelhança do que ocorre nos gêneros com soldados mandibulados, o segmento misto dos gêneros com soldados nasutos roda em torno de seu eixo axial, até localizar a lingueta mesentérica dorsalmente no intestino **in situ** (apomorfia), como em **Cortaritermes** e **Obtusitermes** (figs. 269, 299).

PRIMEIRO SEGMENTO PROCTODEAL

No padrão **Nasutitermes** o primeiro segmento proctodeal apresenta comprimento muito variável, com tendência evolutiva ao alongamento, acompanhando o alongamento do segmento misto.

Nos gêneros **Rotunditermes**, **Coendutermes**, **Caetetermes**, **Constrictotermes**, **Tenuirostritermes**, **Diversitermes**, **Velocitermes** e **Triangularitermes**, todos com lingueta mesentérica curta e larga (fraca constricção proximal apenas em **Triangularitermes**), a extremidade terminal do primeiro segmento proctodeal não ultrapassa o plano sagital do corpo, de maneira que a valva entérica encontra-se sempre na metade esquerda do corpo. Nos gêneros **Nasutitermes**, **Cortaritermes**, **Parvitermes** e **Obtusitermes**, com lingueta mesentérica longa e fortemente constricta proximalmente, o primeiro segmento proctodeal ultrapassa o plano sagital do corpo, localizando a valva entérica na metade direita do corpo.

O processo de alongamento do primeiro segmento proctodeal parece estar subordinado a uma rotação da parte anterior da pança em torno do eixo axial do inseto, com o conseqüente alongamento distal do primeiro segmento proctodeal e migração da valva entérica a partir da posição lateral ou dorso-lateral esquerda, também presente primitivamente no padrão **Syntermes**, rumo ao dorso e subseqüentemente ao lado direito do corpo. Essa rotação pode ser facilmente demonstrada mediante o exame da posição espacial da parte anterior da pança e da valva entérica. A parte anterior da pança tem a forma de um "J" em todos os gêneros nasutos, com a valva entérica inserida na extremidade

do gancho inferior do "J". O formato de "J" da pança pode ser reconhecido em quase todos os gêneros, independentemente da rotação (figs. 167, 174, 191, 200, 208, 231, 239, 267, 282). É pouco nítido apenas em **Nasutitermes** (figs. 248-249, 254), e foi perdido apenas em **Obtusitermes** (figs. 297-298), que ilustra um grau muito extremo de rotação. A valva entérica gira no sentido horário, se o inseto for examinado pelo pólo caudal (respectivamente figs. 199, 223, 214, 238, 268, 283). A valva entérica passa da posição (tabela 6, P2) lateral esquerda (**Constrictotermes**, **Coendutermes**) para dorso-lateral esquerda (**Caetetermes**, **Rotunditermes**, **Tenuirostritermes**, **Velocitermes**), e então dorsal, na metade esquerda do corpo (**Diversitermes**, **Triangularitermes**). A rotação da pança continua alongando o primeiro segmento proctodeal, localizando agora a valva entérica na metade direita do corpo (**Nasutitermes**, **Cortaritermes**, **Parvitermes** e **Obtusitermes**). A partir desse ponto, dois caminhos distintos parecem ter sido seguidos. Em **Nasutitermes**, **Cortaritermes** e **Parvitermes** a rotação da pança levou a valva entérica a localizar-se um pouco mais posteriormente no abdome. O primeiro segmento proctodeal desloca o cólon para a direita, interpõe-se entre o mesêntero e a valva entérica e gradualmente alonga-se, assumindo percursos exóticos na metade direita do corpo, em semicircunferência (**Nasutitermes**, figs. 254-255), circunferência (**Cortaritermes**, fig. 270) e alça (**Parvitermes**, fig. 285). Em **Obtusitermes** (figs.291-293, 299-301) a rotação da pança deslocou a valva entérica bem anteriormente no abdome, ocultando-a sob o mesêntero. O primeiro segmento proctodeal contorna completamente o mesêntero, para então desaparecer por debaixo do segmento misto rumo ao plano sagital do corpo.

As expressões máximas do alongamento do segmento misto e adelgaçamento proximal de sua lingueta mesentérica, e alongamento do primeiro segmento proctodeal, são encontradas em **Parvitermes** (figs. 273-287).

3. Padrão **Convexitermes**

SEGMENTO MISTO

Nos gêneros do padrão **Convexitermes** o segmento misto é ausente (apêndice 2,

figs. 40-45). Isto resulta da regressão total da lingueta mesentérica, a partir de ancestral dotado de segmento misto, conforme denota o comprimento do tubo mesentérico, comparável ao dos gêneros nos quais o segmento misto é plenamente desenvolvido.

PRIMEIRO SEGMENTO PROCTODEAL

O primeiro segmento proctodeal é curto, localizando a valva entérica em posição ventro-lateral a dorso-lateral na metade esquerda do corpo (apêndice 2, figs.66-101). Esta condição é muito próxima da ancestral, presente no padrão **Syntermes** e em vários gêneros do padrão **Nasutitermes**.

4. Padrão **Cyranotermes**

SEGMENTO MISTO

O segmento misto de **Cyranotermes** é reduzido a uma lingueta mesentérica curta e muito larga, que restringe o tecido proctodeal a uma estreita faixa situada internamente no arco intestinal (apêndice 2, fig. 47). Foi proposto (IV.2) que esse segmento misto deve representar um intermediário na evolução do segmento misto em bisel.

PRIMEIRO SEGMENTO PROCTODEAL

O primeiro segmento proctodeal é comparável ao do padrão **Convexitermes** (apêndice 2, figs. 110-113). Ele é curto e localiza a valva entérica em posição ventral a ventro-lateral na metade esquerda do corpo.

5. Padrão **Angularitermes**

SEGMENTO MISTO

Em **Angularitermes** o segmento misto é curto, em bisel (apêndice 2, fig. 46), muito semelhante ao de **Velocitermes** e **Diversitermes**, e provavelmente com origem similar (IV.2).

PRIMEIRO SEGMENTO PROCTODEAL

O primeiro segmento proctodeal de **Angularitermes** também apresenta comprimento semelhante ao de **Velocitermes** e **Diversitermes**, localizando a valva entérica em posição dorsal na metade esquerda do corpo (apêndice 2, figs. 102-109).

V. CONSIDERAÇÕES ADICIONAIS SOBRE A ORIGEM E EVOLUÇÃO DO SEGMENTO MISTO NOS TERMITIDAE

O segmento misto está presente nas subfamílias Nasutitermitinae, Termitinae e Apicotermitinae, e ausente na subfamília Macrotermitinae, da família Termitidae.

Na secção precedente (IV) vimos que na subfamília Nasutitermitinae o segmento misto aparece como uma estrutura plenamente desenvolvida nos gêneros filogenéticos mais antigos, com soldados mandibulados e nariz curto. Sua evolução faz-se no sentido de (1) redução do número de linguetas mesentéricas, de 2 para 1 única lingueta, homóloga em toda a subfamília, (2) rotação do segmento misto em torno de seu eixo axial, lateralmente e então exteriorizando a lingueta mesentérica única no arco intestinal, e (3) eventual encurtamento da lingueta mesentérica única. Do nasuto ancestral, com 1 única lingueta mesentérica, em posição lateral no arco intestinal, a evolução leva ou (4) ao alongamento do segmento misto, com gradual predomínio da porção proctodeal (padrão **Nasutitermes**), ou (5) ao completo desaparecimento do segmento misto, mediante regressão da lingueta mesentérica (padrão **Convexitermes**). Modificações de natureza evolutiva ainda pouco compreendidas (expansão distal de tecido mesentérico?), levando ao biselamento e eventualmente mesenterialização da inserção dos túbulos de Malpighi, podem representar homoplasias na evolução de alguns grupos (**Diversitermes** e **Velocitermes**; **Angularitermes**; **Cyranotermes**).

Nas subfamílias Termitinae e Apicotermitinae o segmento misto está geralmente presente. Nos Termitinae (Noirot & Kovoor, 1958: 450-453; Bignell *et alii*, 1983, fig. 1) a lingueta mesentérica parece estar situada sempre na face externa da alça intestinal e os túbulos de Malpighi inseridos na face oposta, proximalmente na junção me-

sêntero-proctodeal do segmento misto. Nos Apicotermitinae (Sands, 1972a: 10, 33-35; Fontes, 1985c: 2) a lingueta mesentérica é interna à alça intestinal e os túbulos de Malpighi inserem-se diretamente no mesêntero, também na face interna da alça intestinal. Nos poucos casos em que o enrolamento do intestino foi ilustrado (Sands, 1972a, figs. 4-5, Apicotermitinae; Johnson, 1979, figs. 9-12, Apicotermitinae, 13-26, Termitinae; Fontes, 1985c, figs. 1-12, Apicotermitinae), o tecido mesentérico compõe uma circunferência completa, ou quase, na vista ventral do tubo digestivo, como nos Nasutitermitinae. Em minha opinião esta é uma evidência de que o segmento misto surgiu uma única vez na evolução dos Termitidae, provavelmente por perda de tecido mesentérico em uma das faces do arco intestinal, e que sua ausência seja usualmente exemplo de evolução regressiva. Esta opinião concorda com a de Noirot & Noirot-Timothée (1969: 73) e se opõe à de Sands (1972a: 35, fig. 24), que propôs que o segmento misto surgiu independentemente nos Apicotermitinae e nos Termitinae/Nasutitermitinae.

Resta considerar que, se o segmento misto surgiu uma única vez na evolução dos Termitidae, o mesêntero ancestral deve ter sido um tubo longo, com conformação de uma circunferência completa ou mais, na vista ventral **in situ** do tubo digestivo, e que tal condição deve ser encontrada, atualmente, entre os Termitidae nos quais o segmento misto é genuinamente ausente. Tal configuração é encontrada na subfamília Macrotermitinae, onde o longo mesêntero descreve uma circunferência completa e mais 1/4 de volta (Johnson, 1979: 32, figs. 1-2, **Microtermes subhyalinus** e outros 9 gêneros comparados). A possível ausência primária de segmento misto nos Macrotermitinae fora previamente aventada por Noirot & Noirot-Timothée (1969: 65), por considerarem a anatomia intestinal nessa subfamília muito semelhante à dos cupins inferiores, com mesêntero muito longo e túbulos de Malpighi inseridos simetricamente ao redor da junção circular do mesêntero com o proctodeo. Esses mesmos autores (p. 74) discutem acerca da conveniência de se elevar os Macrotermitinae à categoria de família, em função de peculiaridades de sua anatomia intestinal, alimentação e ontogenia, conforme previamente sugerido por Weidner (1956). A meu ver, com a aquisição de conhecimentos progressivamente mais completos sobre a anatomia intestinal dos Isoptera, esta será uma tendência natural, e o segmento misto deverá provar ser uma sinapomorfia de um grupo monofilético que inclui as subfamílias Nasutitermitinae, Termitinae e Apicotermitinae.

Segundo a origem sugerida neste trabalho, por perda de tecido mesentérico, o segmento misto dos Termitidae não pode ser definido como um "prolongamento distal de tecido mesentérico sobre o proctodeo", conforme habitualmente encontrado na literatura. O reverso é verdadeiro.

Até que medida a aquisição de um segmento misto contribuiu para o grande sucesso adaptativo dos Termitidae permanece uma questão largamente aberta. Bignell _et al._ (1983:462-469) mostraram que o segmento misto de alguns Termitinae geófagos é um equivalente funcional dos túbulos de Malpighi dos outros insetos, provendo fluxo alcalino adequado à ação dos microorganismos simbiontes proctodeais e à digestão e absorção intestinais. Eles mostraram que a ultraestrutura do epitélio mesentérico do segmento misto é de um epitélio de transporte, distinto do epitélio do tubo mesentérico, enquanto o componente proctodeal parece fisiologicamente inativo, com epitélio semelhante ao do primeiro segmento proctodeal. Com sua enorme variedade de formas, é possível questionar aqui se essa interessante estrutura, mesmo quando morfologicamente reduzida, ausente ou modificada, não é funcionalmente ativa, excedendo em extensão ultraestrutural os limites visíveis de sua microscopia mais grosseira. Mas isto já é altamente especulativo e deve aguardar futuros estudos.

A figura 303 mostra a série de transformação evolutiva do tubo digestivo nos Termitidae, conforme discutido neste trabalho.

VI. ADAPTAÇÕES ANATÔMICAS DO TUBO DIGESTIVO AO REGIME ALIMENTAR

Adaptações anatômicas do tubo digestivo ao regime alimentar não são tão claramente delineadas quanto às modificações que se operaram em algumas estruturas intestinais no curso evolutivo dos Nasutitermitinae. Faltam também, em diversos casos, informações acerca do hábito alimentar, de modo a permitir tal correlação. O que se nota, em geral, é o maior desenvolvimento proctodeal nos gêneros que ingerem alimento mais macio, como solo e matéria vegetal bem decomposta. Esta peculiaridade já havia sido ressaltada por Kovoor (1969: 229) e Fontes (apêndice 2, p.16),sendo que o último autor reportou que nos gêneros com soldados mandibulados "... the proctodeal hiper-

trophy is due mainly to the development of the first proctodeal segment, which is dilated and can be more voluminous than the paunch...", em contraste com os cupins nasutos (referindo-se aos gêneros geófagos, em particular), em que "... the first proctodeal segment is always tubular, the paunch being the most voluminous intestinal segment...".

Com o presente estudo demonstra-se a validade das opiniões acima referidas, com a ressalva de que nos gêneros com soldados mandibulados o primeiro segmento proctodeal e a pança são igualmente importantes para a hipertrofia proctodeal, e não apenas o primeiro. Esse padrão geral de tubo digestivo é evidente em **Paracornitermes**, **Labiotermes**, **Procornitermes**, **Cornitermes**, **Ibitermes**, **Embiratermes**, **Cyrilliotermes**, **Armitermes**, **Curvitermes**, **Coendutermes**, **Caetetermes**, **Rotunditermes**, **Triangularitermes** e nasutos geófagos (figs. 44-90, 103-178, 224-244; apêndice 2, figs. 4-39, 66-113).

Associada à ingestão de alimento macio também há uma tendência ao aumento do papo, e diminuição do volume e esclerotização da moela (tabela 6, Mo/A). Em adição, convém notar a contribuição da parte posterior da pança e do cólon para a hipertrofia proctodeal. A volumosa parte posterior da pança pode, em vista dorsal, obscurecer total ou parcialmente o papo e a moela. O cólon, além de alargar, alonga-se proximalmente, podendo descrever amplo percurso entre o mesêntero e a parte posterior da pança, antes de insinuar-se ventralmente e emergir como cólon distal. O cólon distal é geralmente mais longo nos gêneros com soldados nasutos, nos quais ele geralmente emerge bem anteriormente no abdome (figs. 166, 176, 230, 242; apêndice 2, por exemplo, figs. 91, 99), mas tal situação também pode ocorrer nos gêneros com soldados mandibulados (figs. 146, 155). É interessante que em **Embiratermes** o cólon distal também emerge anteriormente no abdome (fig. 123), mas bem adiante do ponto de flexão ventral do cólon proximal. Isto ocorre porque o cólon proximal, após fletir ventralmente entre mesêntero e parte posterior da pança, segue para a frente ao longo do dorso da parte anterior da pança e então, abruptamente, flete 180° para dar seqüência ao cólon distal (fig. 120). Em **Ibitermes** o cólon distal é secundariamente alongado mediante percurso sinuoso próximo ao reto (fig. 113).

As características acima assinaladas para a ingestão de alimento macio são evidentes em **Armitermes**, mas aqui tornam-se um tanto contraditórias se considerarmos

que o principal recurso alimentar de **A. euamignathus**, espécie ilustrada neste trabalho, é madeira morta (Domingos, 1983) e "... sound, dead trees..." (Coles de Negret & Redford, 1982: 98). Como a primeira autora mostrou que, além de madeira morta, **A. euamignathus** é capaz de explorar ampla variedade de recursos alimentares, como madeira viva, cascas, raízes, gramíneas e folhedo, provavelmente o padrão intestinal tem papel na adaptação do gênero à exploração dessa variedade de recursos alimentares.

No que tange ao padrão intestinal dos gêneros que forrageiam em campo aberto, em busca de folhagens e gramíneas, vivas ou mortas, e folhedo, nota-se em geral um desenvolvimento relativamente menor do proctodeo. A parte anterior da pança não é particularmente volumosa, e a parte posterior da pança é, geralmente, bastante reduzida (figs. 40, 99, 183, 202). O cólon é delgado e dirige-se ou diretamente para trás (**Syntermes**, fig. 40), ou descreve breve percurso entre o mesêntero e a parte posterior da pança, antes de voltar-se para trás. Em **Constrictotermes** é formidável o desenvolvimento do papo (figs. 185-192), exageradamente volumoso e representando, provavelmente, "... an adaptation to sporadic feeding, allowing a maximum volume of food to be collected during limited periods of suitable foraging conditions." (Mathews, 1977: 197).

Um caso ainda permanece obscuro. Nos gêneros nasutos com longo primeiro segmento proctodeal, cuja extremidade distal alcança a metade direita do corpo (**Nasutitermes**, **Cortaritermes**, **Parvitermes** e **Obtusitermes**, figs. 245-302), há preponderância relativa do proctodeo, devida porém ao longo primeiro segmento proctodeal e parte anterior da pança, simultaneamente. A parte posterior da pança não é particularmente volumosa. O cólon geralmente é curto; ele é longo, porém delgado, em **Obtusitermes**. Não foi possível associar essas características do tubo digestivo a nenhum regime alimentar em particular.

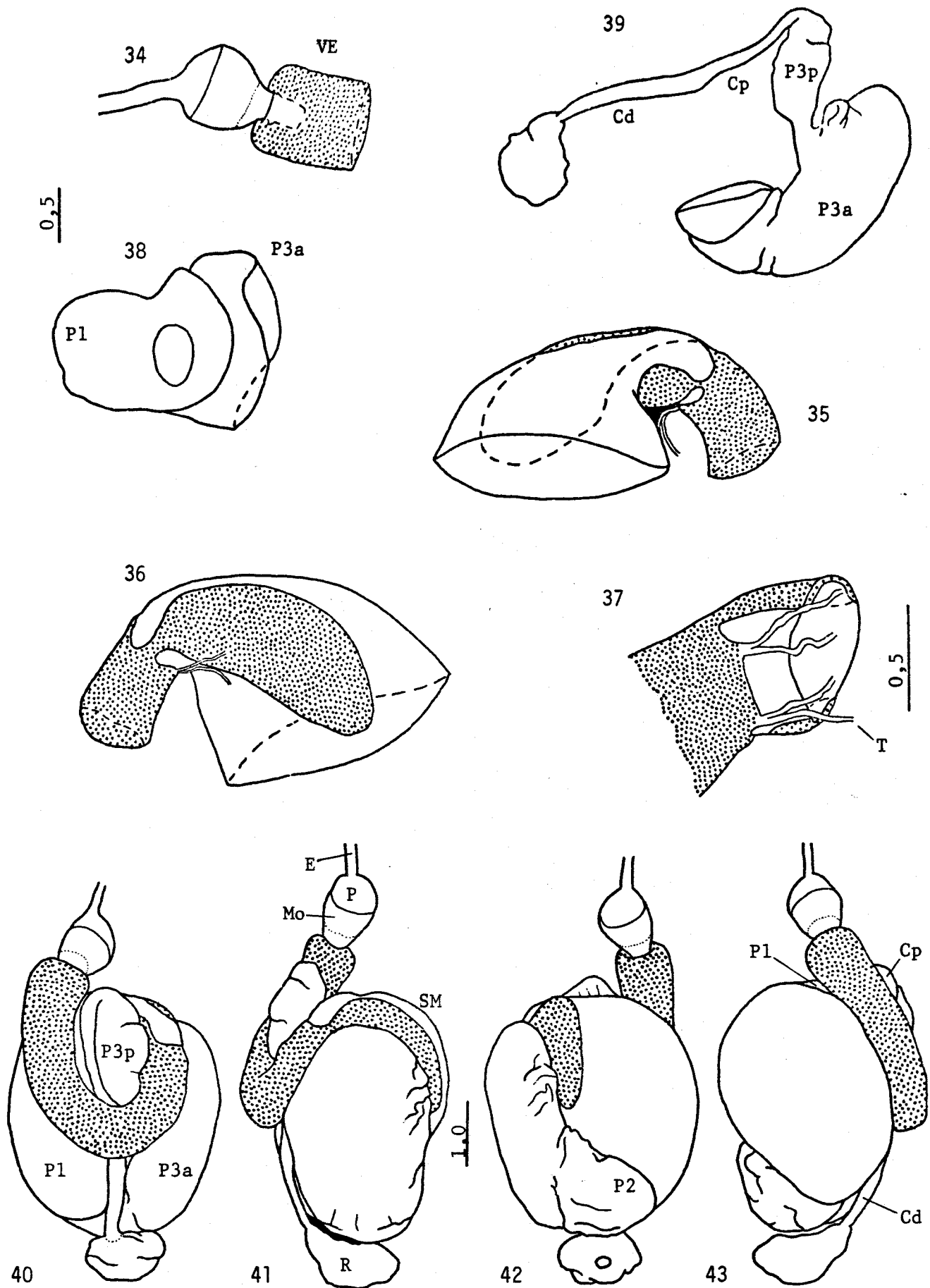
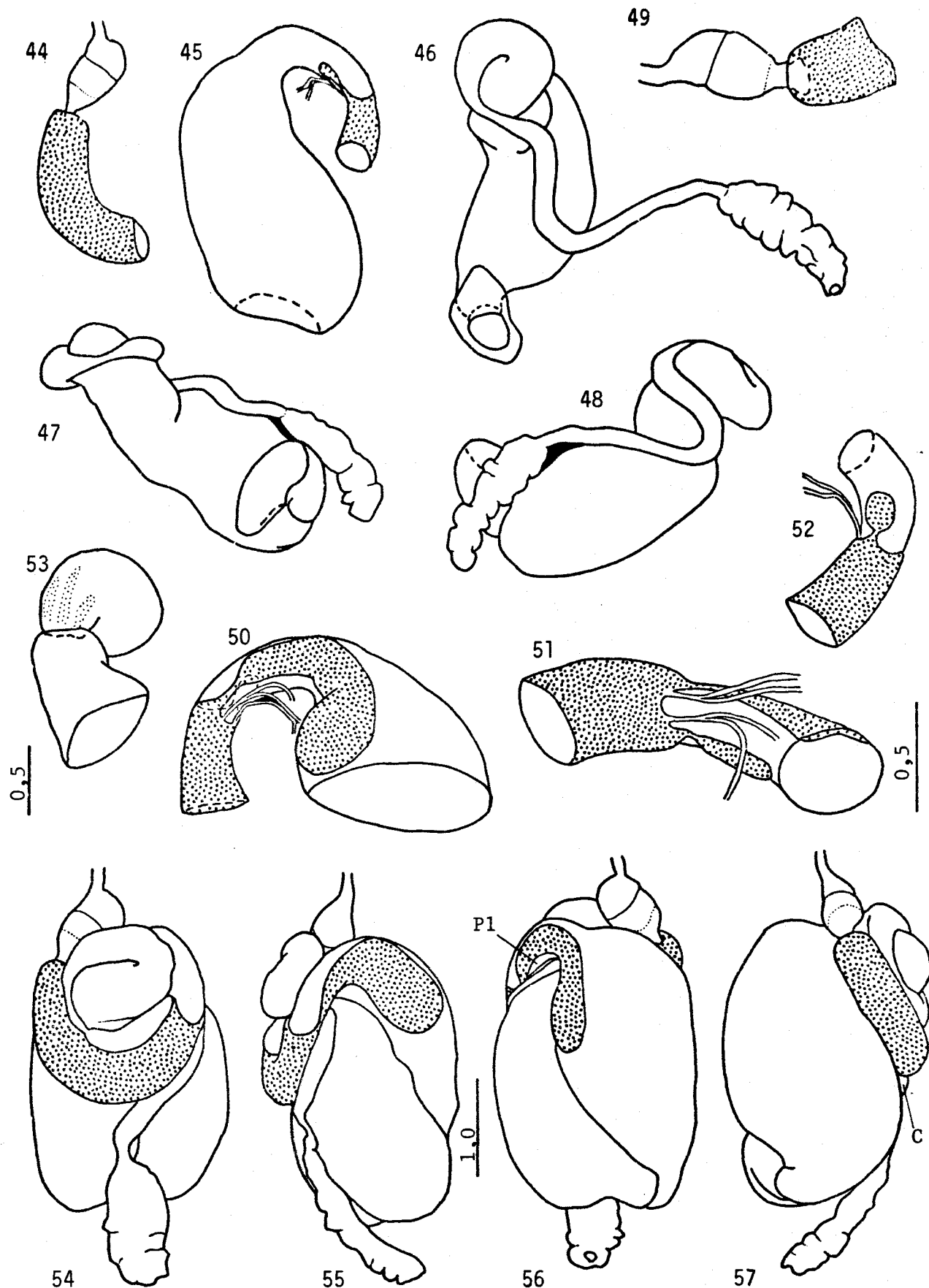
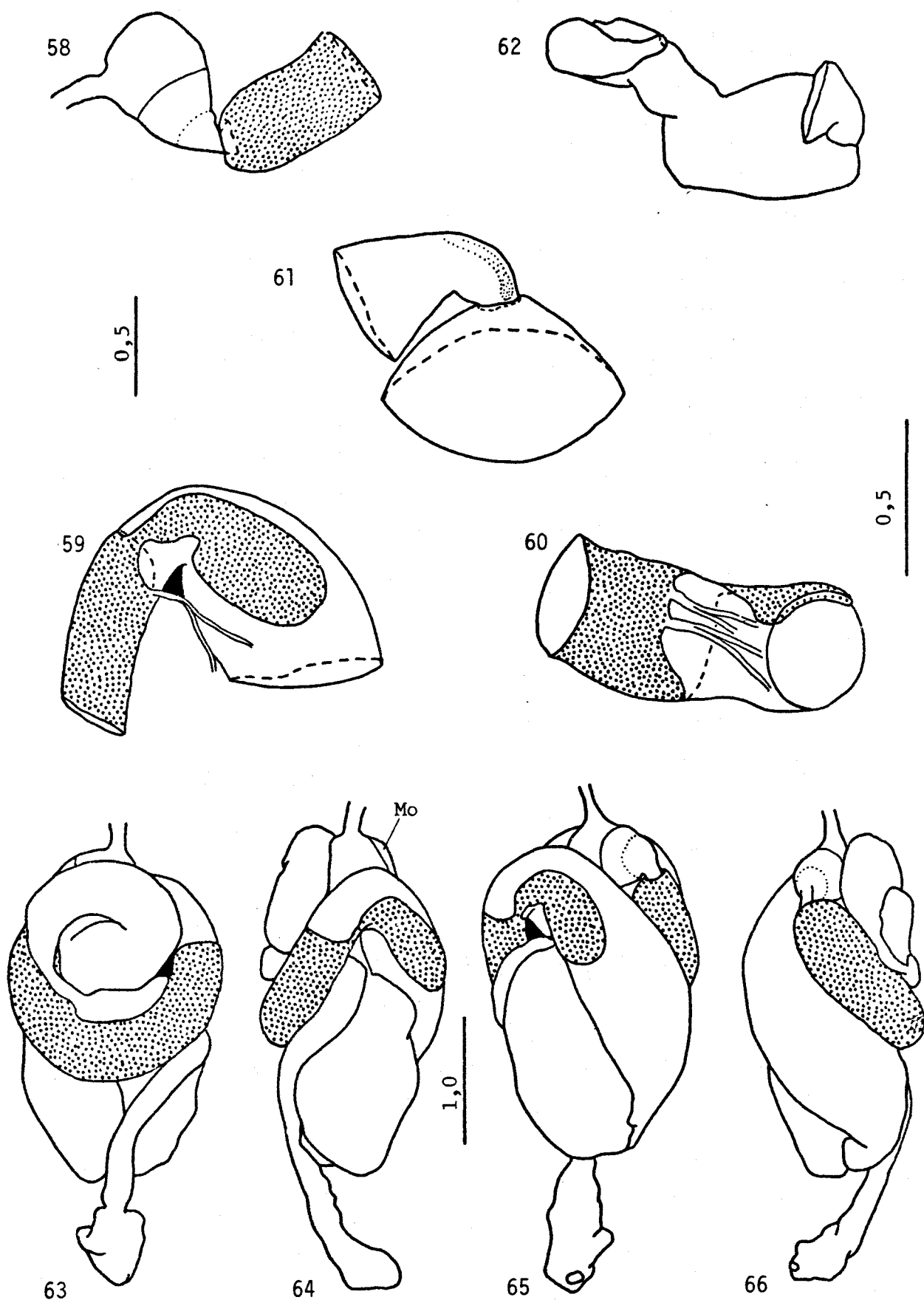
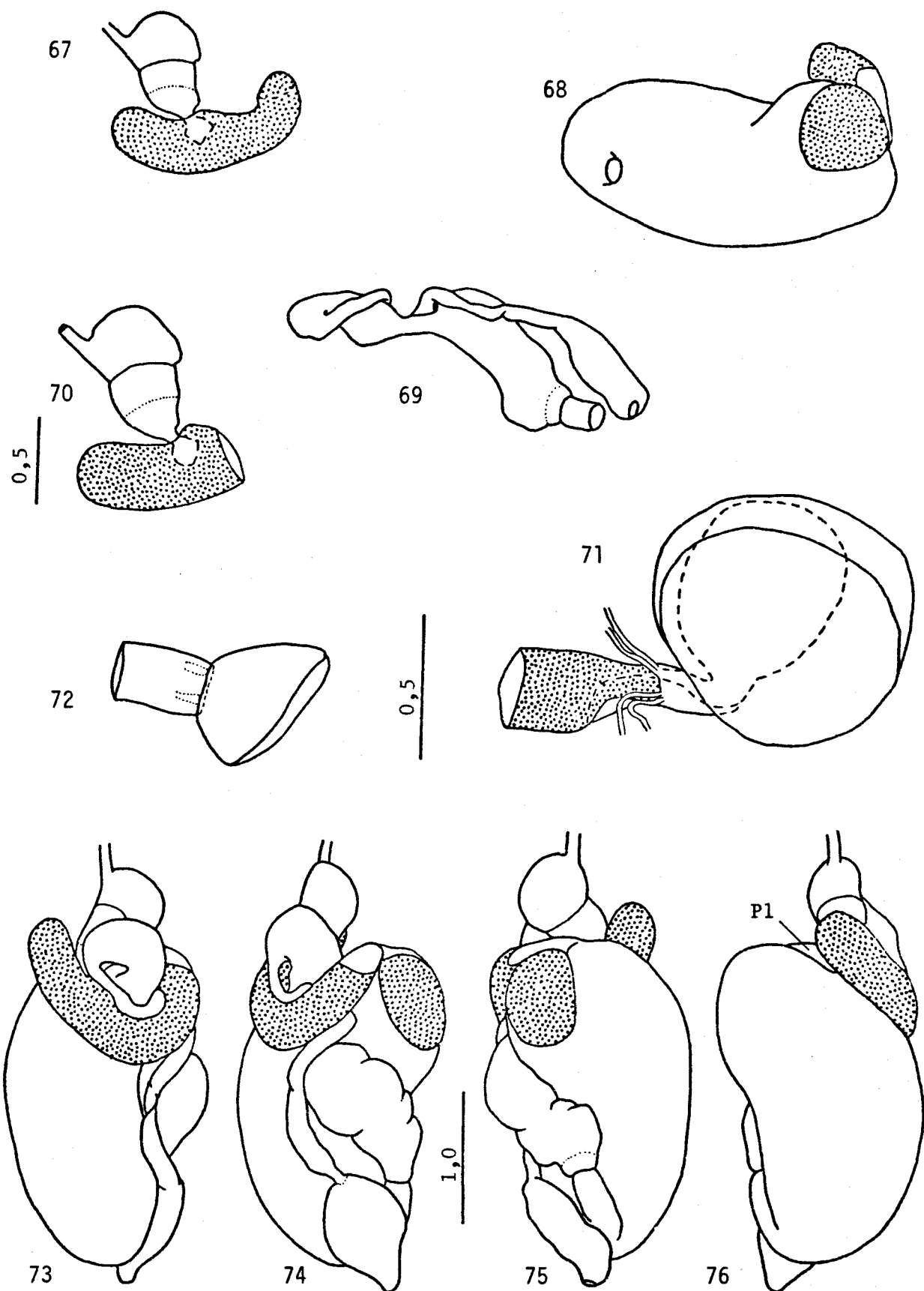
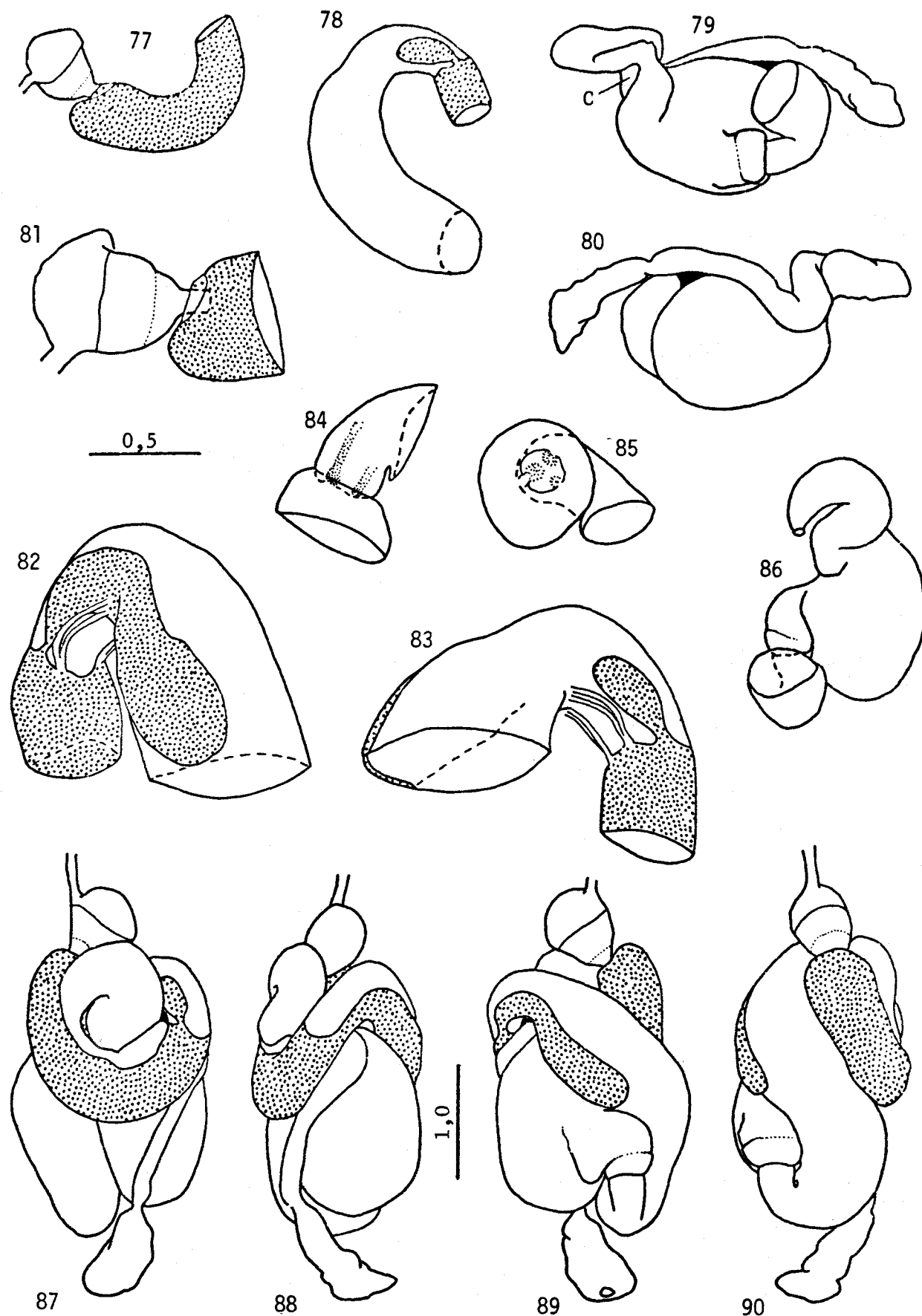
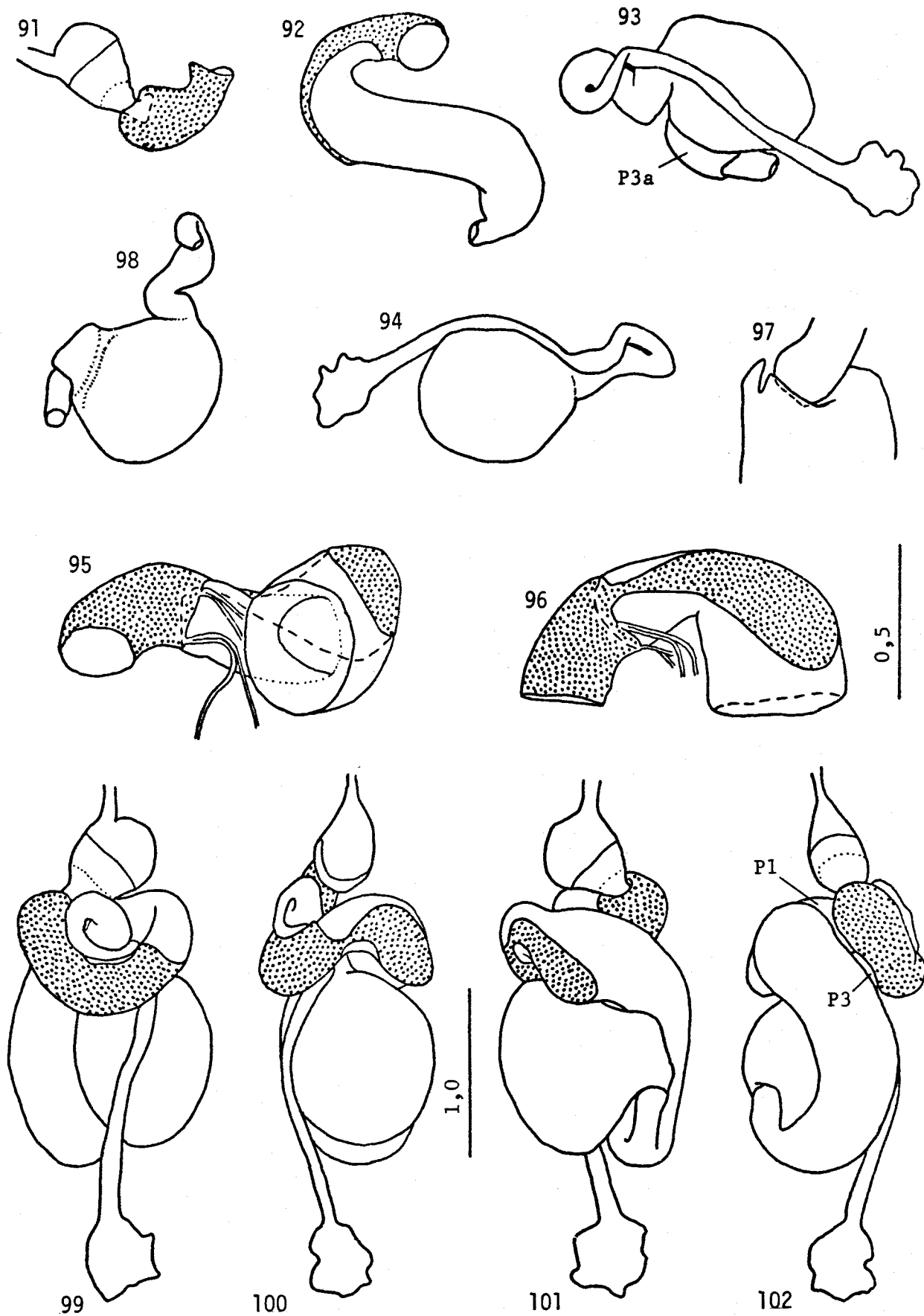
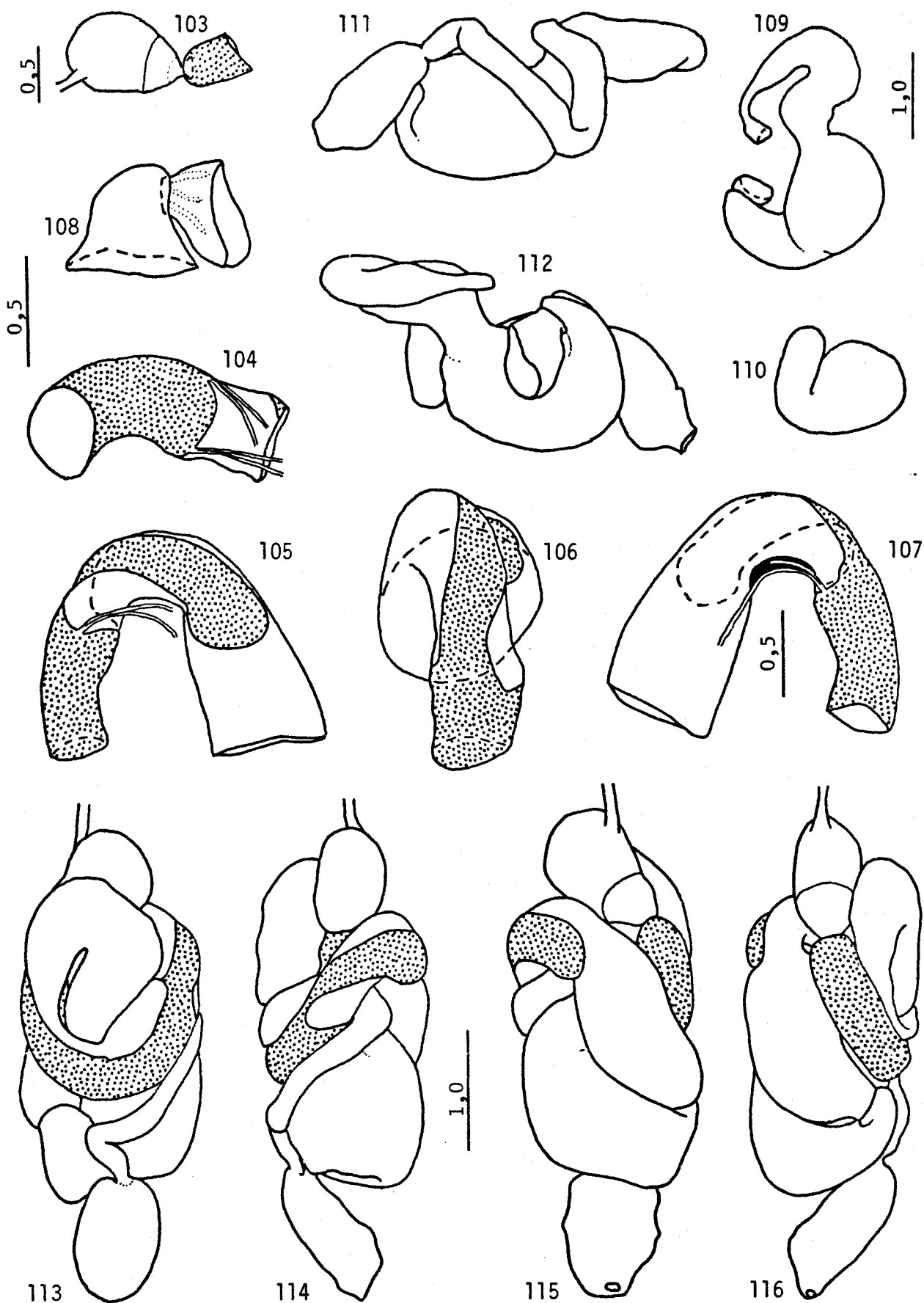
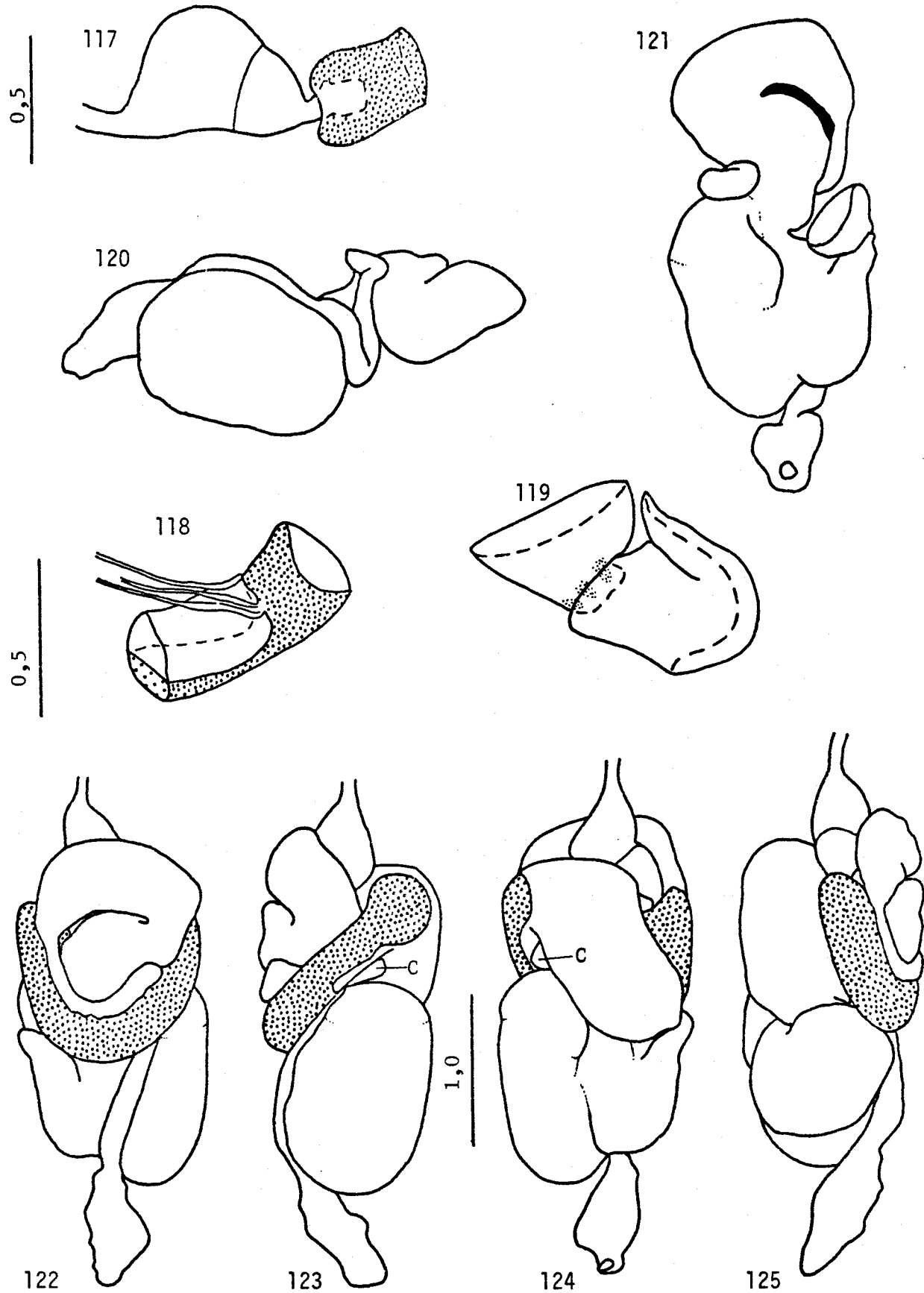
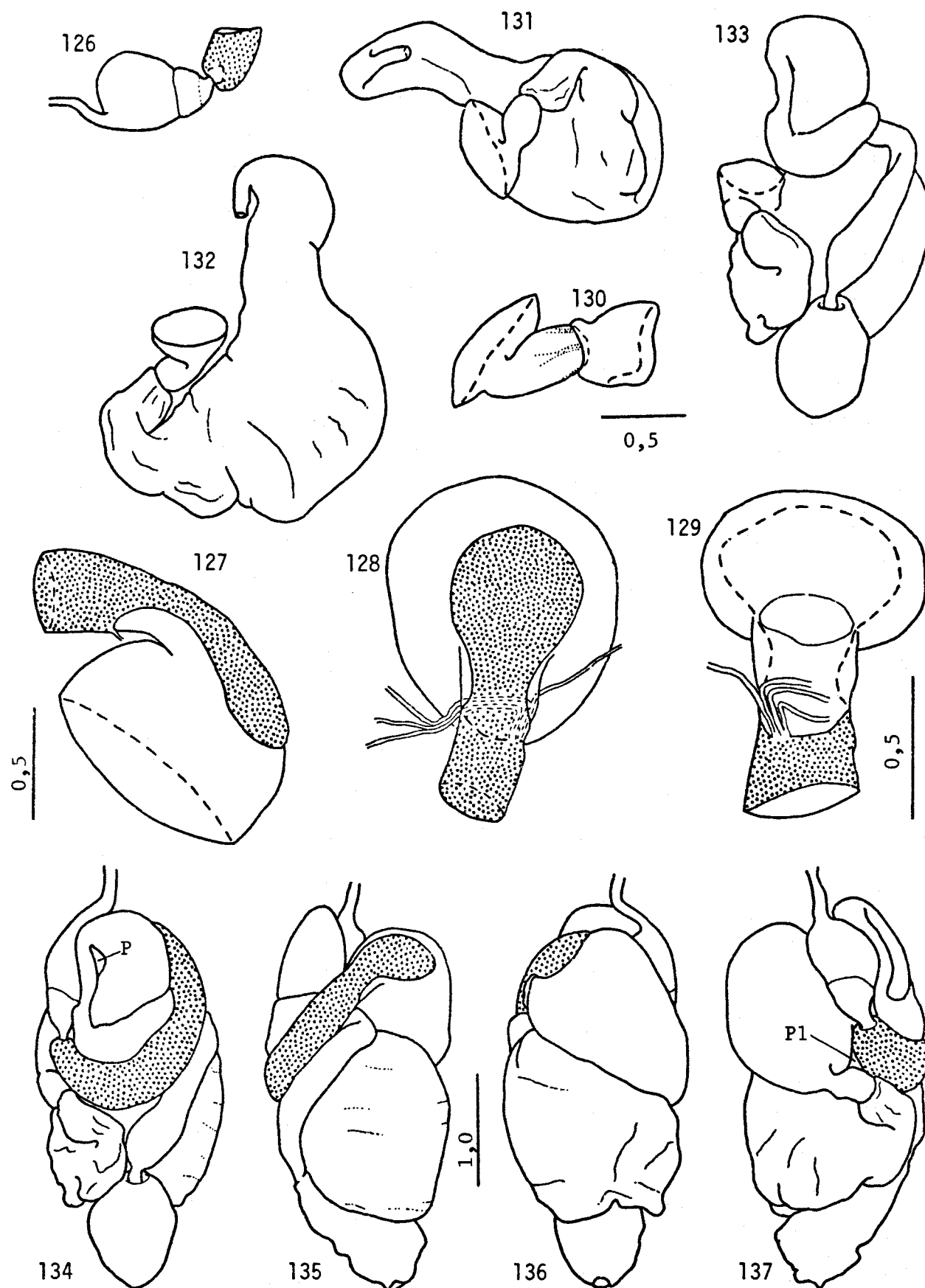
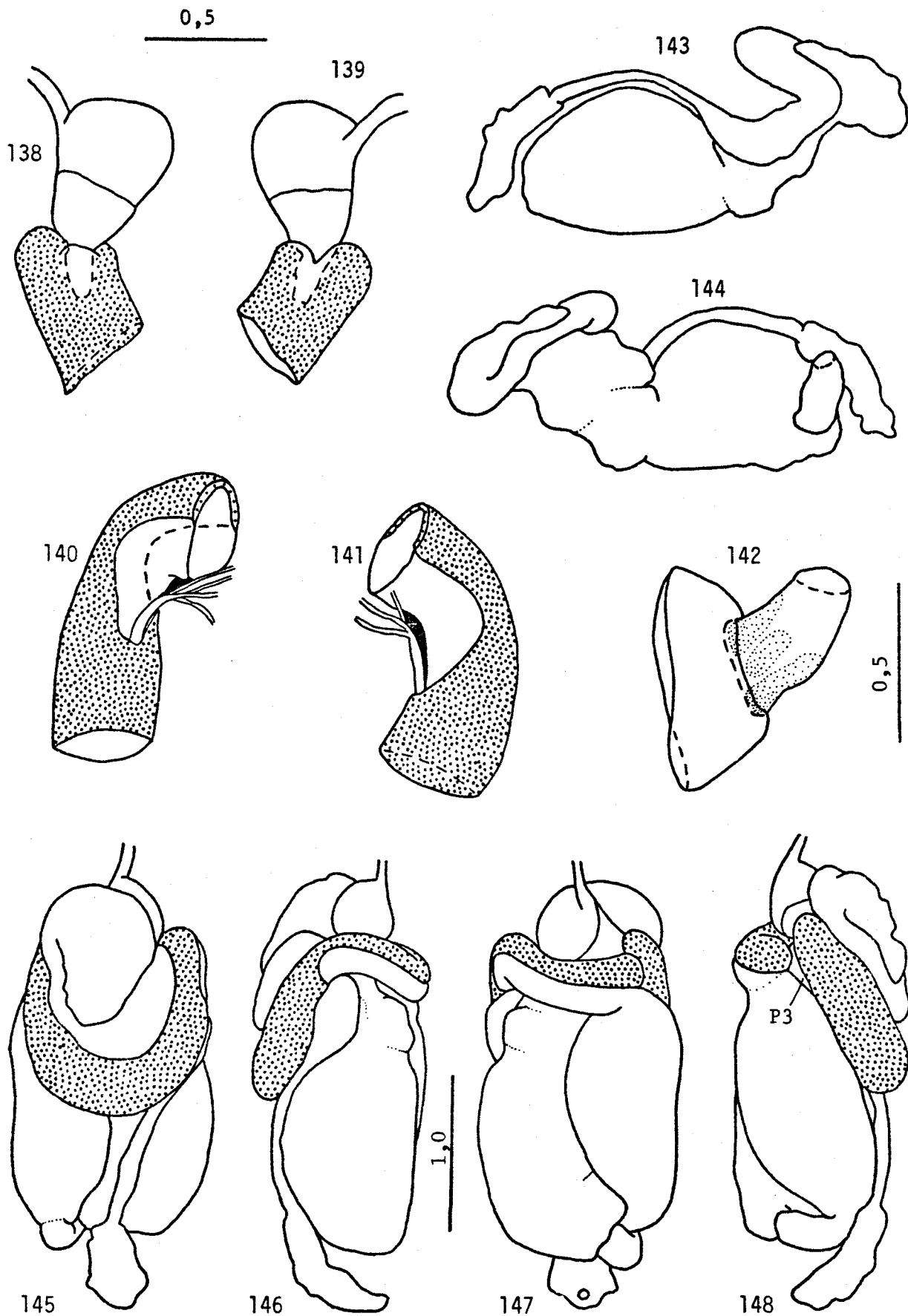
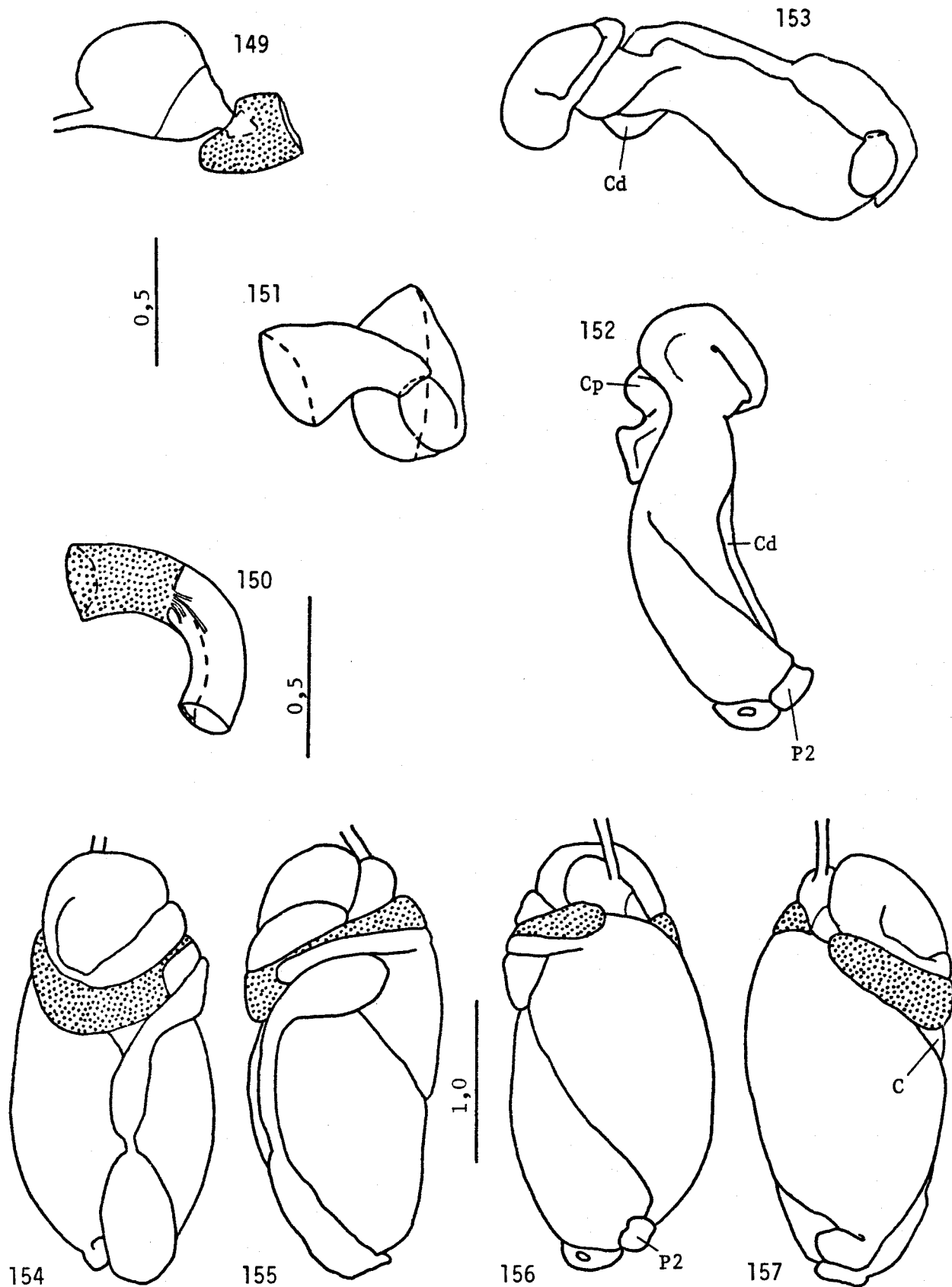
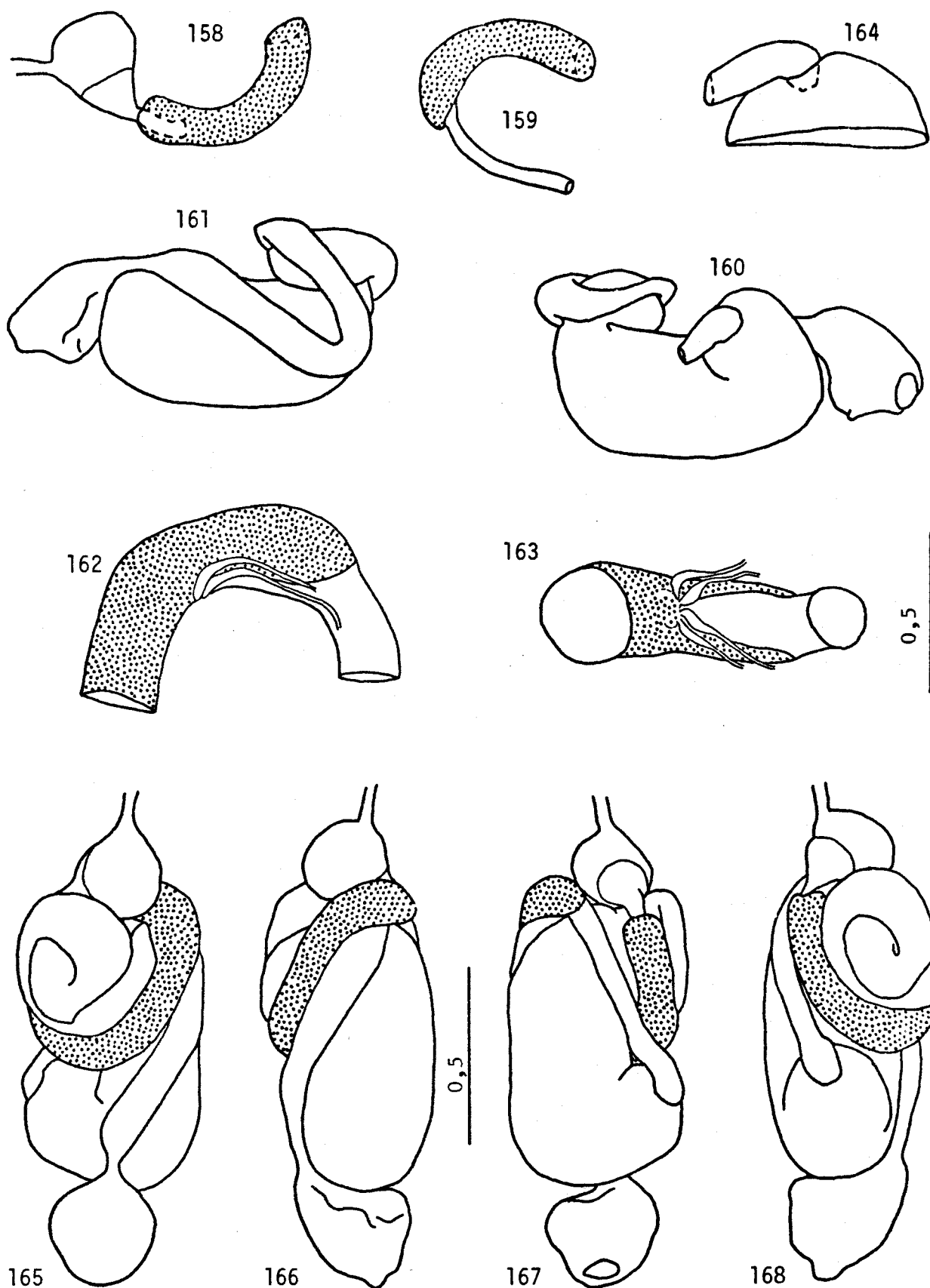
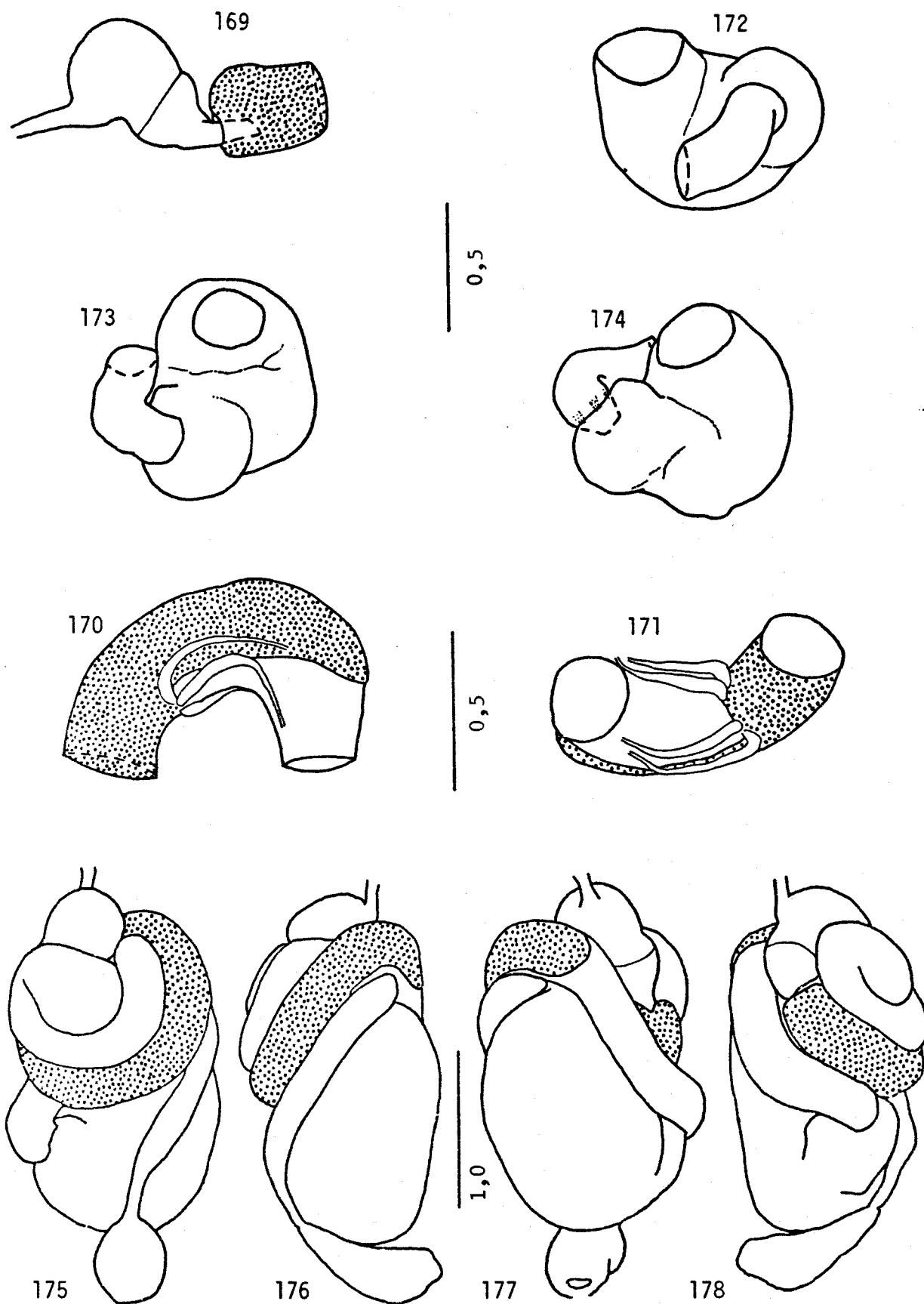
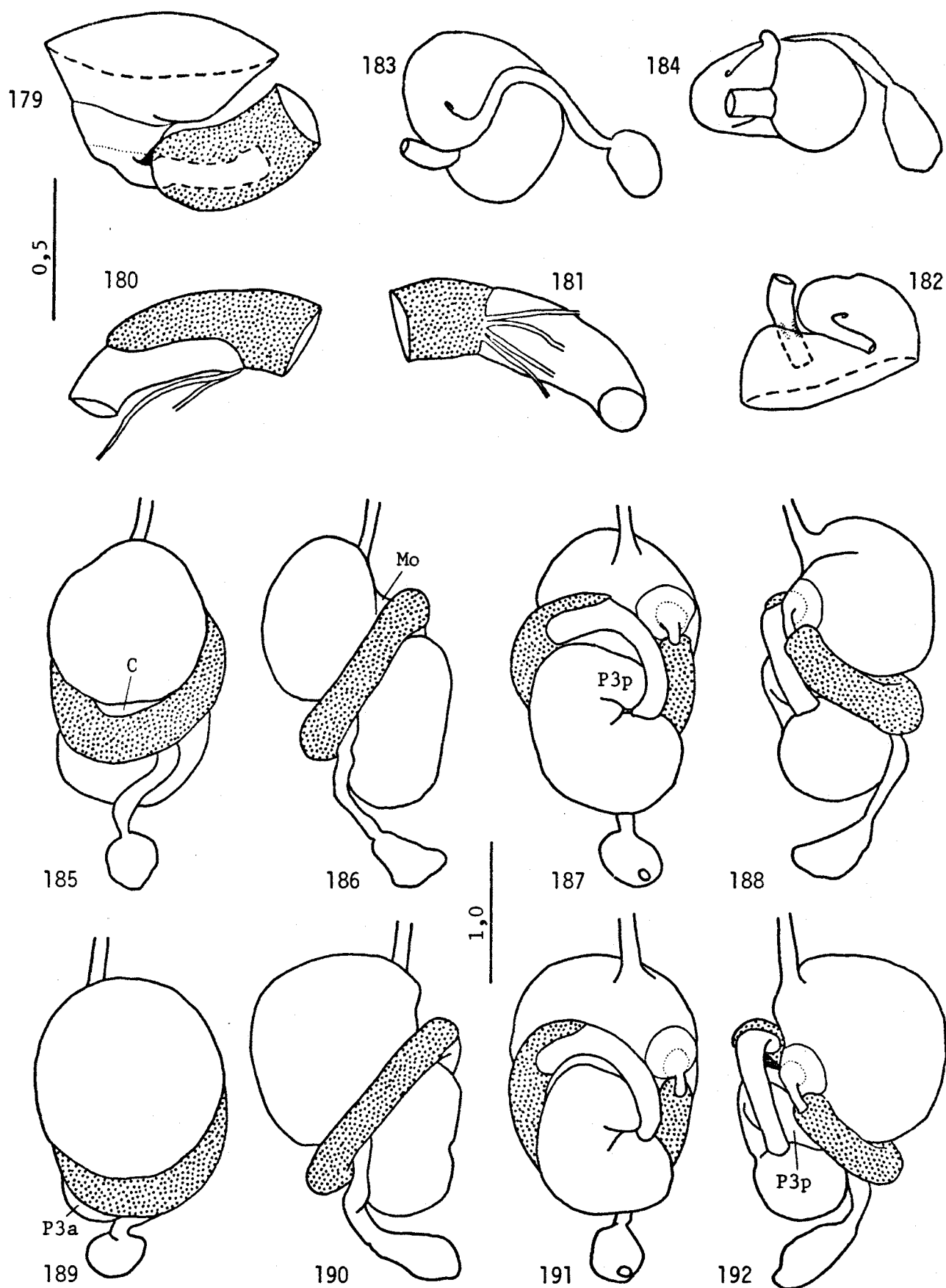
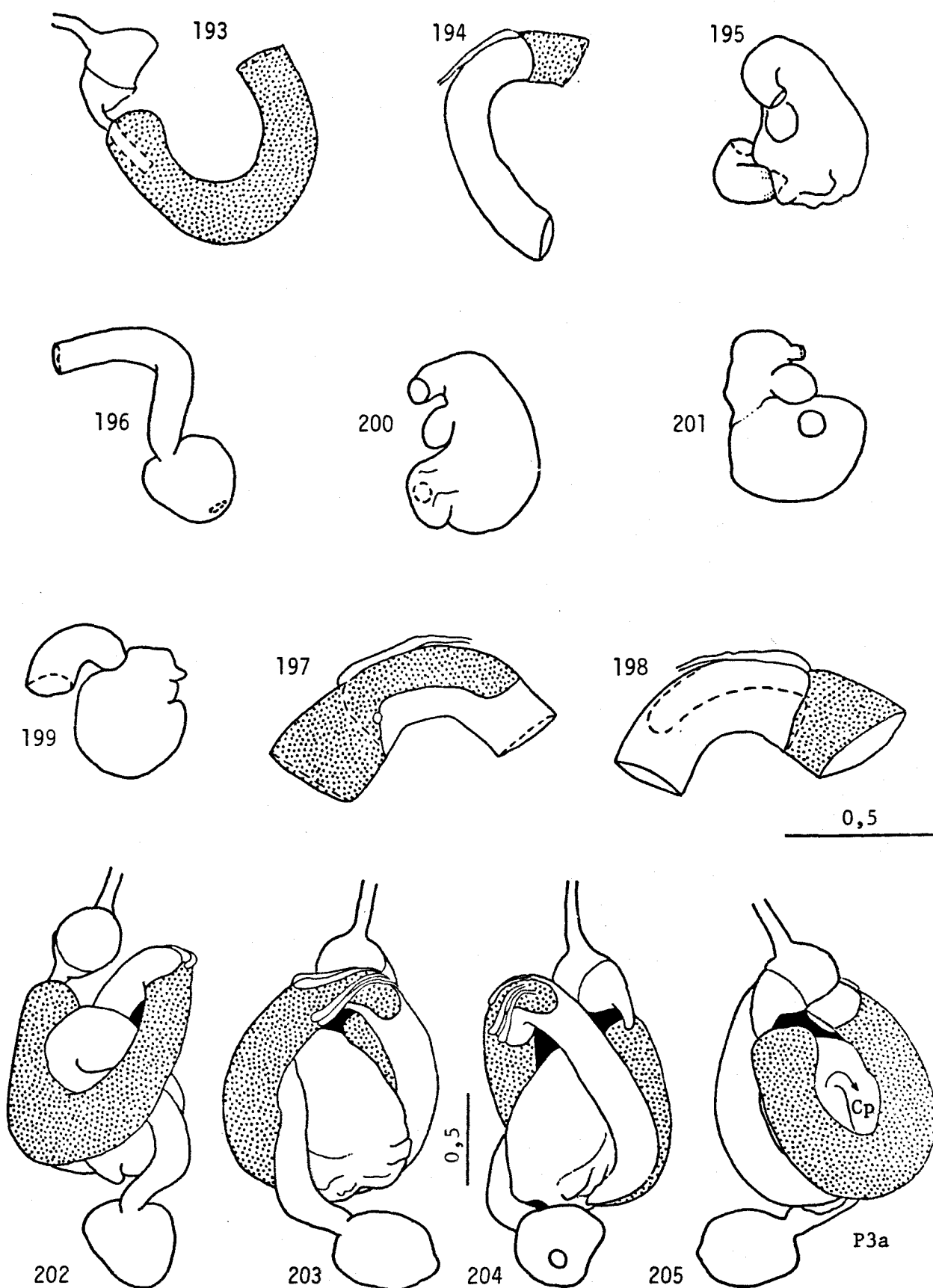
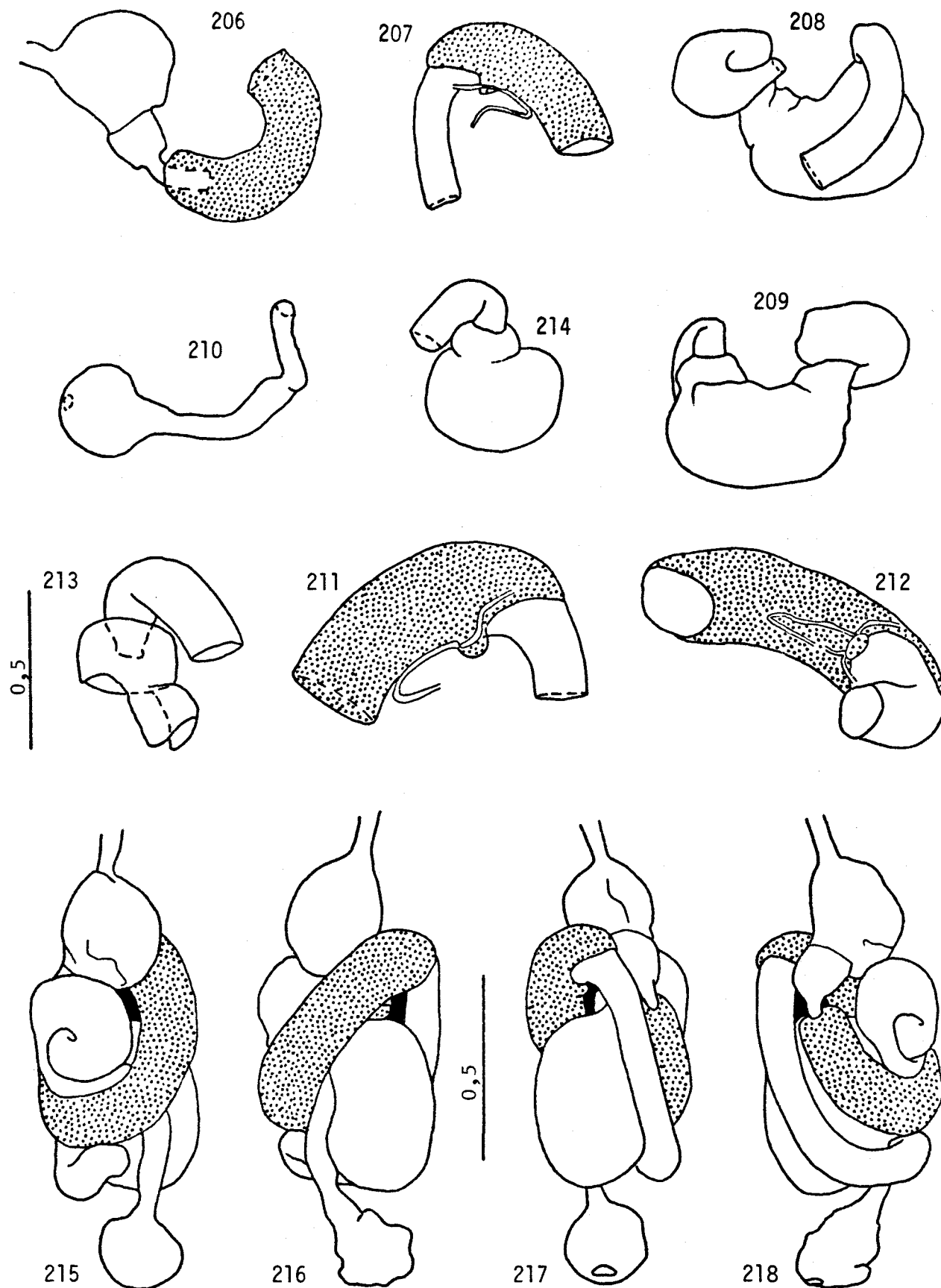
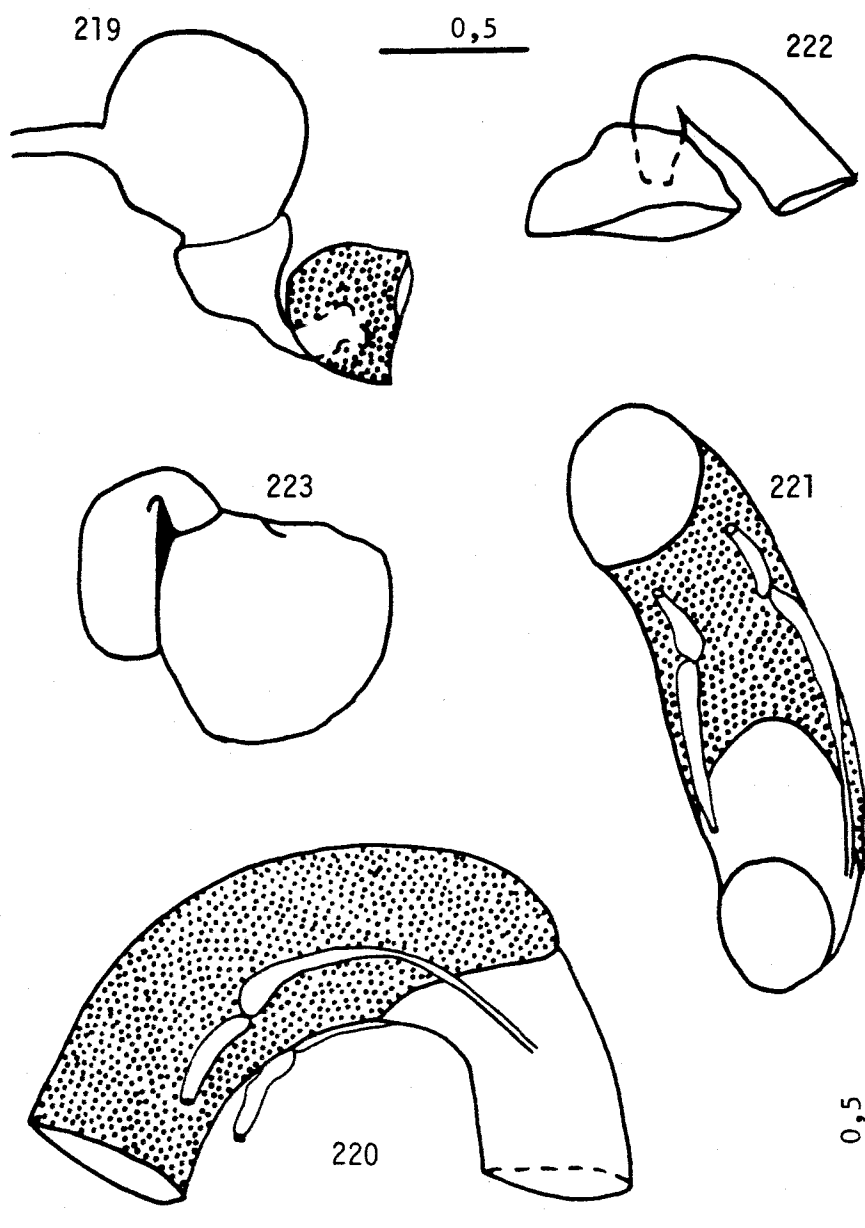
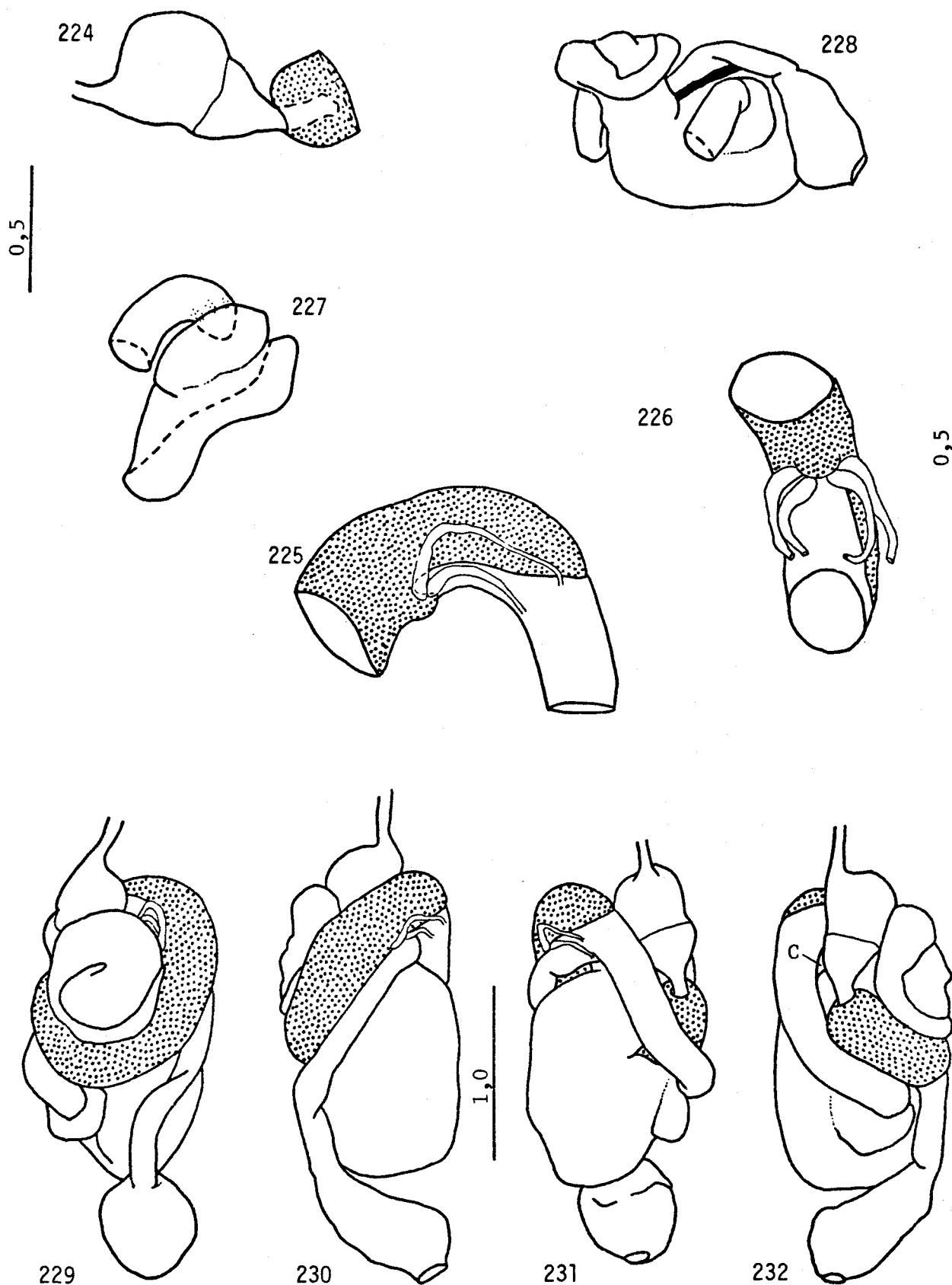
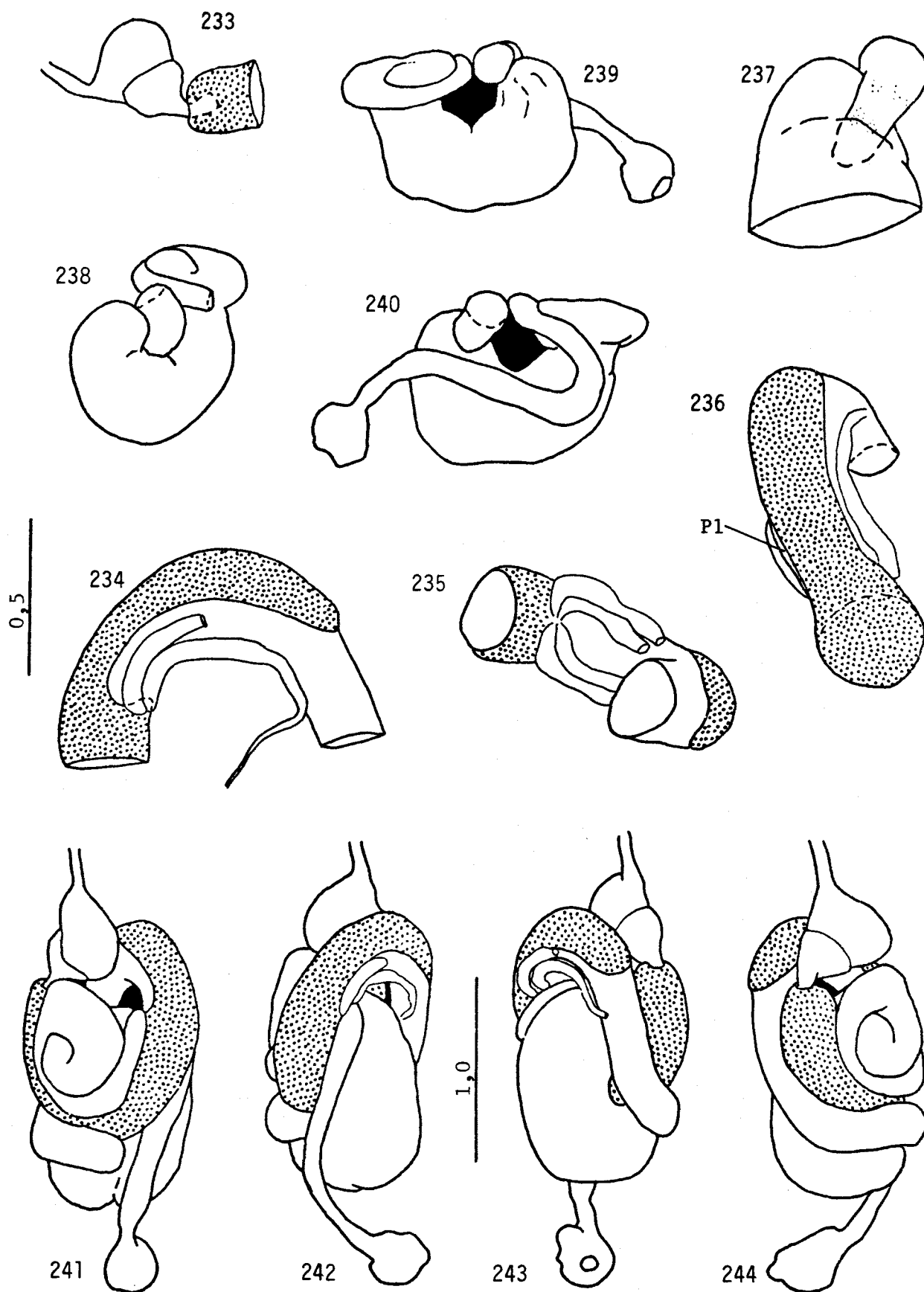
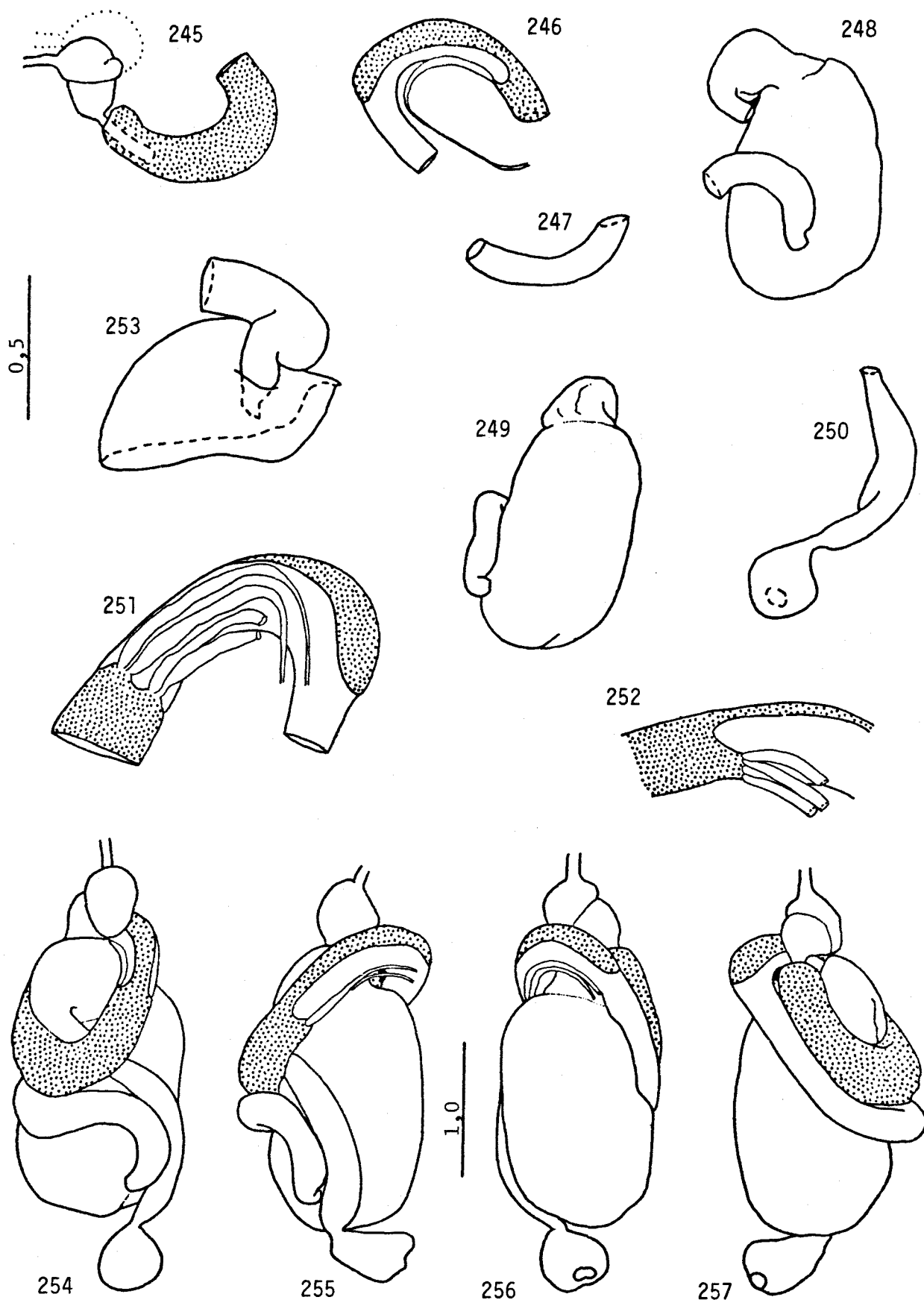
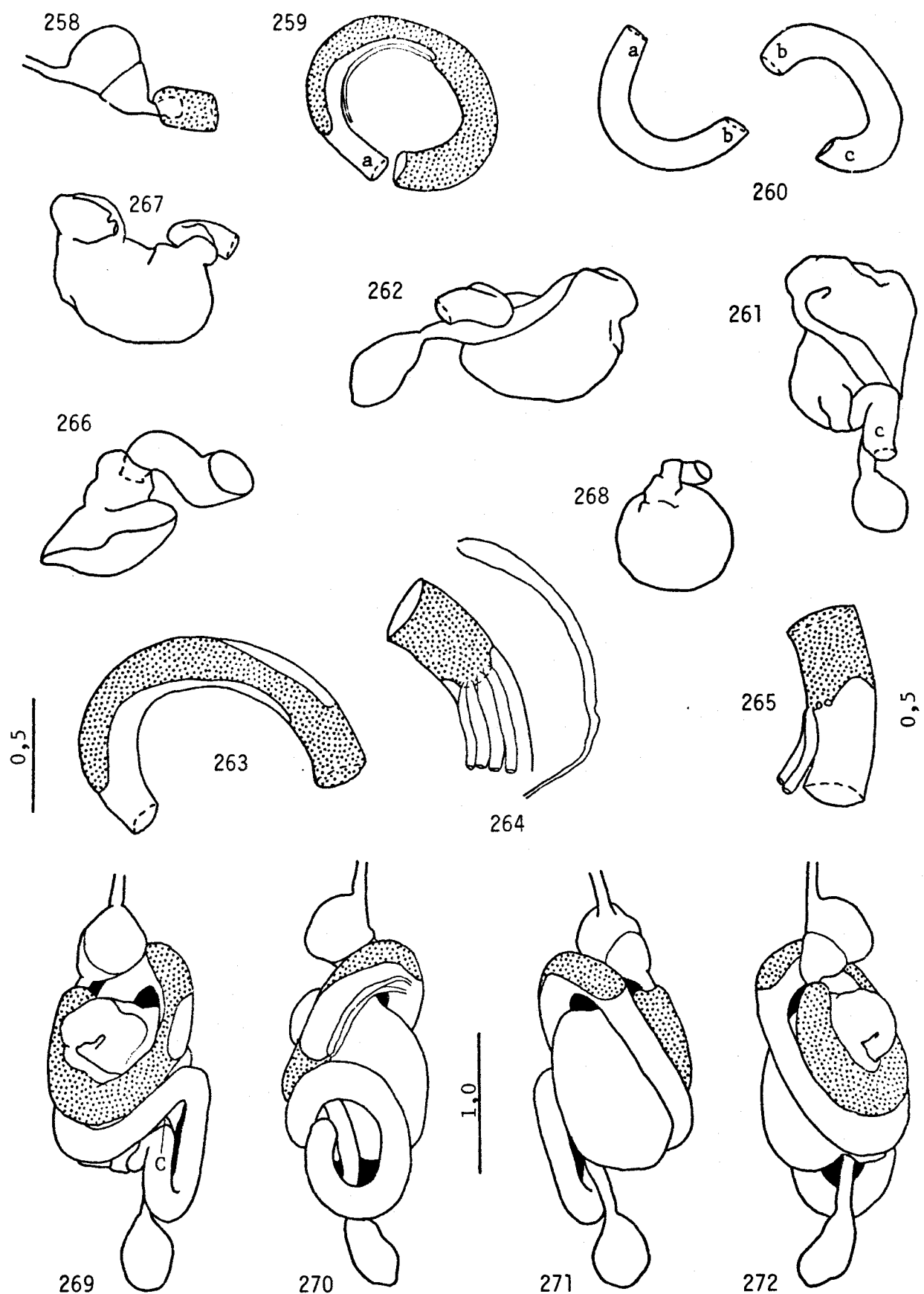
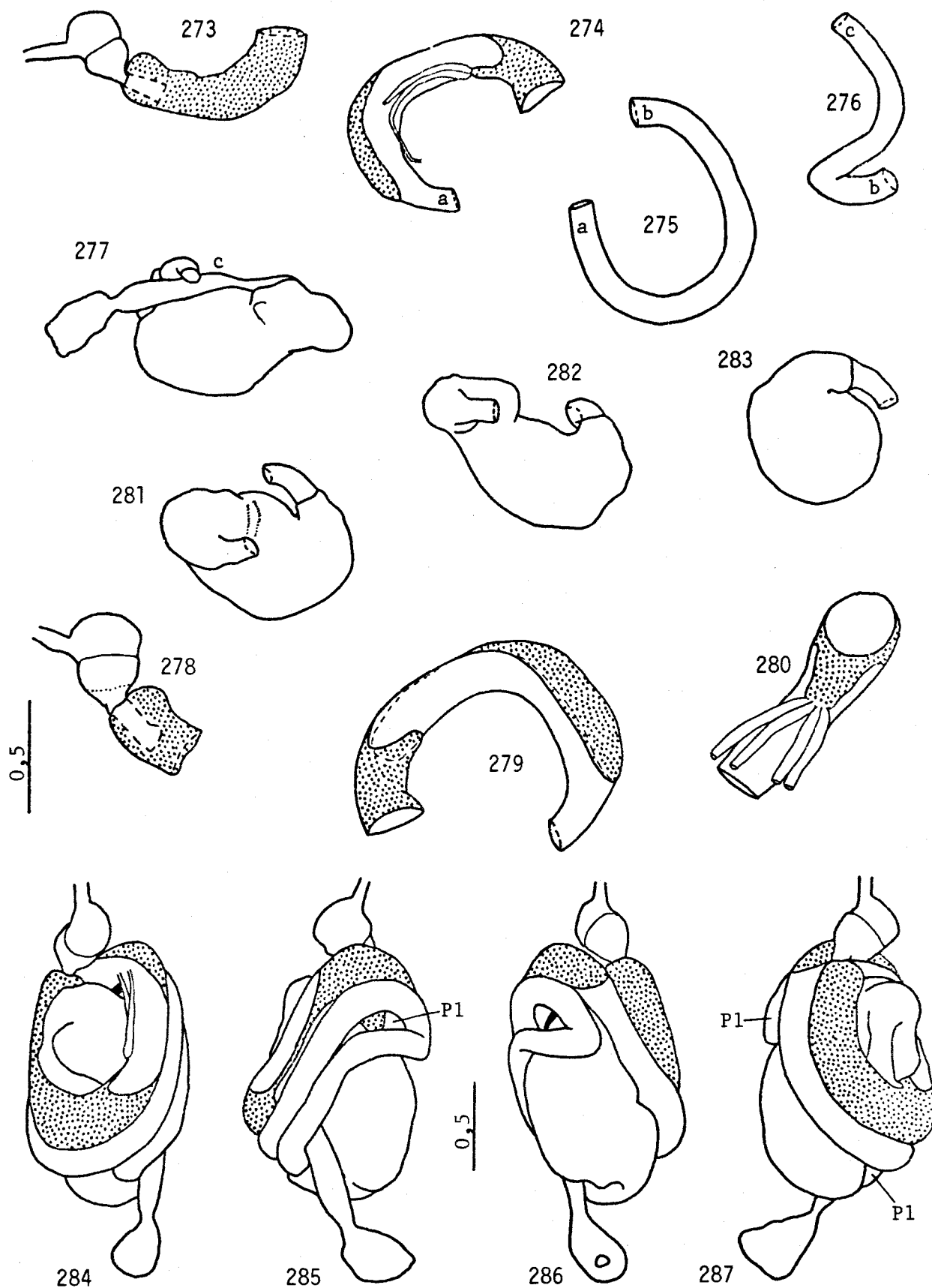
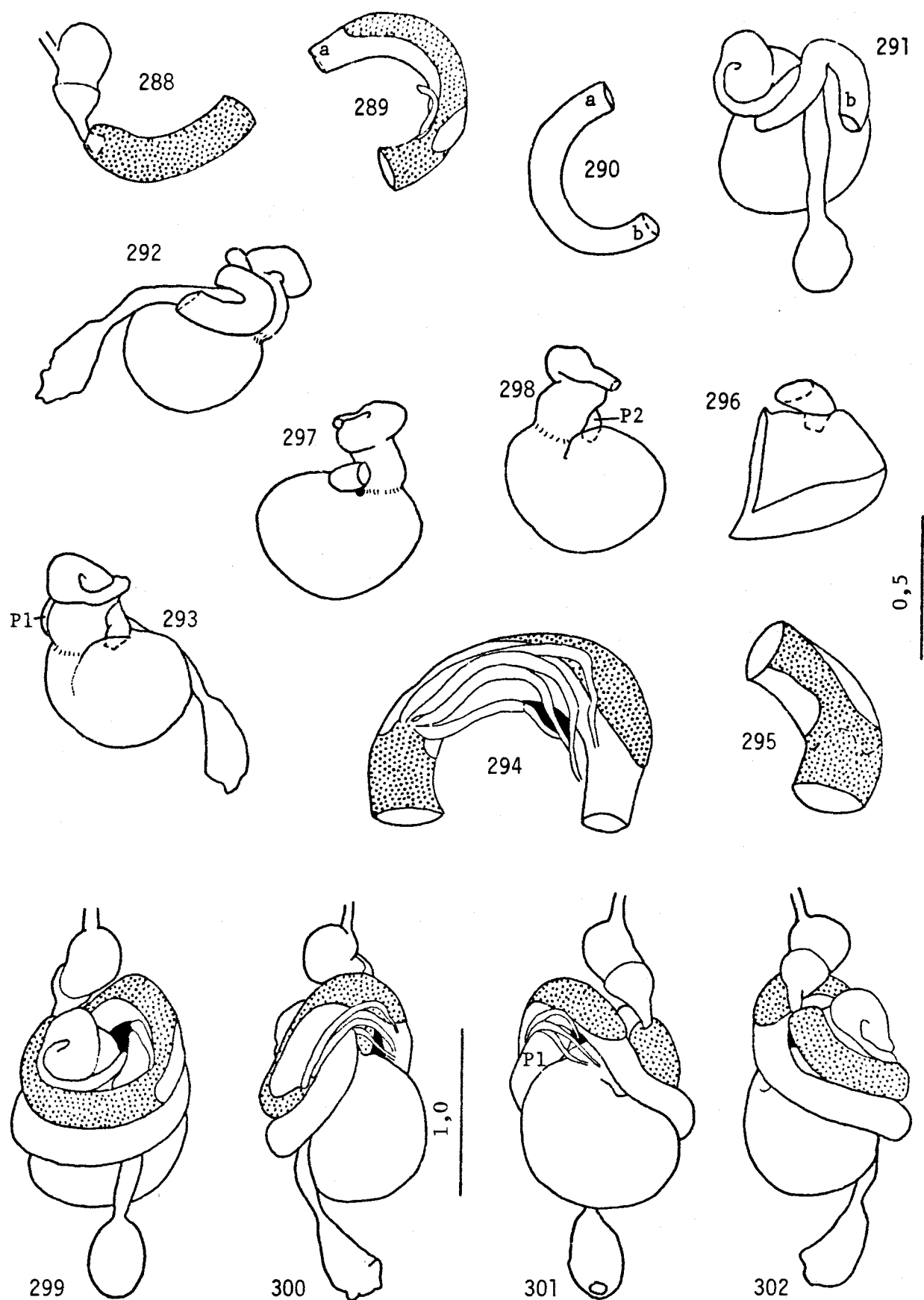
TABELA 6. Dados sobre a anatomia do tubo digestivo do operário dos Nasutitermitinae Neotropicais

	Mo/A	Mo(A)	SM	P1	P2	P2(A)
Syntermes	1/10	1♀	D2Lc	D	VLe	6♀-7♀
Paracornitermes	1/11	1♀	D2Lc	D	Ve-VLe	7♀-8♀
Labiotermes	1/11	1♀	D1-2Lc	D	VLe	7♀
Procornitermes	1/8	1♀-2♀	D1?Lc	D	Ve	7♀
Cornitermes	1/8	1♀-2♀	D2Lc	D	Ve-VLe	6♀
Rhynchotermes	1/10	1♀	D1Lc	D	Ve	7♀
Ibitermes	1/10	1♀-2♀	D1L	D	Le-DLe	6♀
Embiratermes	1/12	1♀-2♀	D1C	D	Le	4♀
Cyrilliotermes	1/13	3♀	D1C	D	Le-DLe	4♀-5♀
Armitermes	1/13	1♀-2♀	T1L	D	Ve-VLe	6♀
Curvitermes	1/12	1♀-2♀	T1L	D	VLe-Le	7♀-8♀
Constrictotermes	1/13	1♀-2♀	T1C	T	Le	4♀-5♀
Coendutermes	1/16	1♀	T1C	T	Le	6♀
Tenuirostritermes	1/16	1♀	T1C	T	DLe	6♀
Caetetermes	1/17	1♀-2♀	T1C	T	DLe	6♀
Velocitermes	1/13	1♀	T1C	T	DLe	6♀

Mo/A, comprimento da armadura moelar/comprimento do abdome. Mo(A), segmento abdominal em que se encontra a moela. SM, segmento misto: dilatado (D) ou tubular (T), 1 ou 2 linguetas mesentéricas, lingueta longa (L) ou moderamente longa (M) ou curta (C), lingueta fortemente constricta proximalmente (c). P1, primeiro segmento proctodeal: dilatado (D), tubular (T). P2, valva entérica: dorsal (D), dorso-lateral (DL), lateral (L), ventro-lateral (VL), ventral (V), à esquerda (e) ou direita (d) do plano axial. P2(A), segmento abdominal onde se encontra a valva entérica.

TABELA 6 (continuação). Dados sobre a anatomia do tubo digestivo do operário dos Nasutitermitinae neotropicais

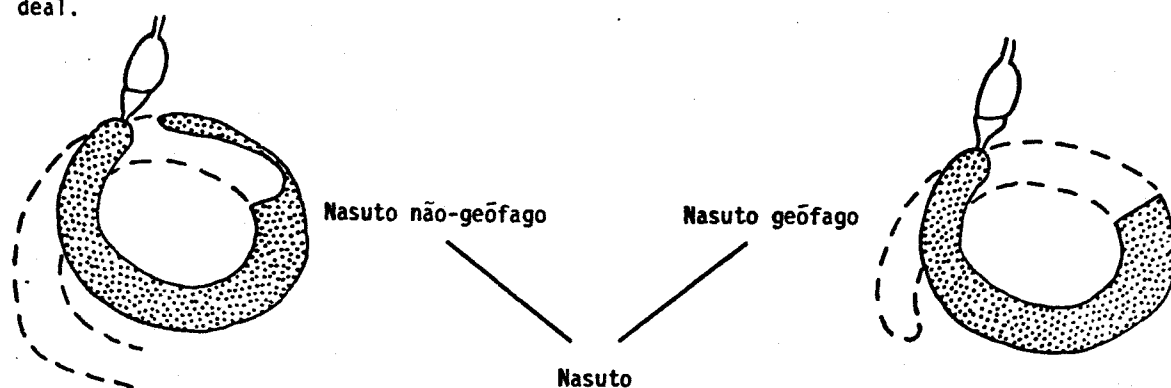
	Mo/A	Mo(A)	SM	P1	P2	P2(A)
Diversitermes	1/14	2º	T1C	T	DLe-De	6º
Rotunditermes	1/12	2º-3º	T1C	T	DLe	6º
Triangularitermes	1/13	2º	T1M	T	De	6º
Nasutitermes	1/12	1º	T1Lc	T	Dd	7º
Cortaritermes	1/13	1º-2º	T1Lc	T	Dd	6º
Parvitermes	–	1º	T1Lc	T	Dd	6º
Obtusitermes	1/12	1º	T1Lc	T	Dd	3º
Angularitermes	1/15	1º	T1C	T	De	7º
Cyranotermes	1/20	2º-3º	T1C	T	Ve-VLe	5º
Atlantitermes	1/19	3º	–	T	VLe-Ve	6º
Coatitermes	1/26	3º	–	T	Ve-VLe	5º-6º
Agnathotermes	1/23	2º	–	T	Le-DLe	6º
Araujotermes	1/17	2º-3º	–	T	VLe-Le	6º
Subulitermes	1/19	2º-3º	–	T	Ve-VLe	6º
Convexitermes	1/20	3º-4º	–	T	Ve-VLe	4º-5º

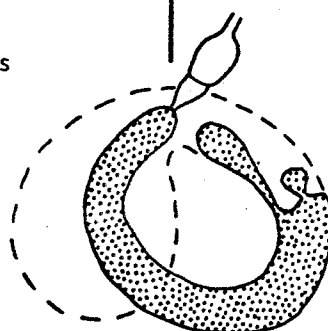
Mo/A, comprimento da armadura moelar/comprimento do abdome. Mo(A), segmento abdominal em que encontra a moela. SM, segmento misto:dilatado (D) ou tubular (T), 1 ou 2 linguetas mesentéricas, lingueta longa (L) ou moderadamente longa (M) ou curta (C), lingueta fortemente constricta proximalmente (c). P1, primeiro segmento proctodeal: dilatado (D), tubular (T). P2, valva entérica: dorsal (D), dorso-lateral (DL), lateral (L), ventro-lateral (VL), ventral (V), à esquerda (e) ou à direita (d) do plano axial. P2(A), segmento abdominal onde se encontra a valva entérica.

Syntermes dirus, tubo digestivo do operário grande. Detalhes do estomodeo (34), segmento misto (35-37), valva entérica (38, vista do interior do primeiro segmento proctodeal) e proctodeo (39). 40-43, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. E, esôfago; P, papo; Mo, moela; VE, valva estomodeal; M, mesêntero; SM, segmento misto; T, túbulos de Malpighi; Pl, primeiro segmento proctodeal; P2, valva entérica; P3, pança, com partes anterior (P3a) e posterior (P3p); C, cōlon,com partes proximal (Cp) e distal (Cd); R, reto. Escalas em mm para figuras 34-36 e 38; 37; 39-43.

Paracornitermes emersoni, tubo digestivo do operário. 44-48, intestino completo; vistas dorsal (44-46), lateral esquerda (47) e lateral direita (48). Detalhes do estomodeo (49), segmento misto (50-52) e valva entérica (53). 54-57, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 44-48 e 54-57; 49-50 e 52-53; 51.

Labiotermes brevilabius, tubo digestivo do operário. Detalhes do estomodeo (58), segmento misto (59-60), valva entérica (61, mostrando um único maciço musculoso, longo e muito saliente na luz) e pança (62, vista lateral esquerda). 63-66, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 58-59 e 61; 60; 62-66.

Procornitermes lespesii, tubo digestivo do operário. 67-69, intestino completo; vistas dorsal (67), lateral direita (68) e lateral esquerda (69). Detalhes do estomodeo (70), segmento misto (71) e valva entérica (72). 73-76, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 67-69 e 73-76; 70; 71-72.

Cornitermes cumulans, tubo digestivo do operário. 77-80, intestino completo; vistas dorsal (77-78), lateral esquerda (79) e lateral direita (80). Detalhes do estomodeo (81), segmento misto (82-83), valva entérica (84-85; fig. 85 vista por dentro da pança e mostrando 3 maciços musculosos e espinhosos, de tamanhos diferentes), pança (86, vista dorsal). 87-90, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas para figuras 77-80 e 86-90; 81-85 (em mm).

Rhynchotermes nasutissimus, tubo digestivo do operário. 91-94, intestino completo; vistas dorsal (91, 93) e lateral direita (94). Detalhes do segmento misto (95-96), valva entérica (97) e pança (98, vista dorso-lateral esquerda). 99-102, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas para figuras 91-94 e 99-102; 95-97 (em mm).

Ibitermes curupira, tubo digestivo do operário. Detalhes do estomodeo (103), segmento misto (104-107), valva entérica (108), pança (109, distendida; 110, P3a vista por trás) e proctodeo (111, vista lateral direita; 112, vista lateral esquerda). 113-116, intestino enrolado, respectivamente vista dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas para figuras 103; 104, 106 e 108; 105 e 107; 109-110; 111-116 (em mm).

Embiratermes festivellus, tubo digestivo do operário. Detalhes do estomodeo (117), segmento misto (118), valva entérica (119) e proctodeo (120, vista lateral direita; 121, vista ventral). 122-125, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas para figuras 117; 118-119; 120-125 (em mm)

Cyrilliotermes cupim, tubo digestivo do operário. Detalhes do estomodeo (126), segmento misto (127-129), valva entérica (130), pança (131, lateral direita; 132, dorsal em declive póstero-anterior e com parte esquerda distendida) e proctodeo (133, vista dorsal). 134-137, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas para figuras 126 e 131-137; 127-128; 129; 130 (em mm).

Armitermes euamignathus, tubo digestivo do operário. Detalhes do estomodeo (138, vista dorsal; 139, vista ventral; papo repleto), segmento misto (140-141), valva entérica (142) e proctodeo (143, vista lateral direita; 144, vista lateral esquerda). 145-148, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas para figuras 138-139; 140-142; 143-148 (em mm).

Curvitermes odontognathus, tubo digestivo do operário. Detalhes do estomodeo (149), segmento misto (150), valva entérica (151) e proctodeo (152, vista ventral; 153, vista lateral esquerda). 154-157, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas para figuras 149 e 151; 150; 152-157 (em mm).

Coendutermes tucum. tubo digestivo do operário. 158-161, intestino completo; vistas dorsal (158-159), ventro-lateral esquerda (160) e lateral esquerda (161). Detalhes do segmento misto (162-163) e valva entérica (164). 165-168, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas para figuras 158-161 e 165-168; 162-164 (em mm).

Caetetermes, tubo digestivo do operário. **C. sp.n.**, detalhes do estomodeo (169), segmento misto (170-171), e valva entérica e pança (pança menos repleta que em **C.taquarussu** figs. 175-178; 172, vista lateral esquerda; 173, vista dorsal; 174, vista dorso-lateral direita). **C. taquarussu**, 175-178, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas para figuras 169 e 172-174; 170-171; 175-178 (em mm).

Constrictotermes cyphergaster, tubo digestivo do operário. Detalhes do estomodeo (179), segmento misto (180-181), valva entérica (182) e proctodeo (183, vista dorsal; 184, vista lateral esquerda). 185-188 (menor repleção do papo) e 189-192, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas para figuras 179-181; 182-192 (em mm).

Tenuirostritermes tenuirostris, tubo digestivo do operário. 193-196, intestino completo; vista dorsal (195). Detalhes do segmento misto (197-198), valva entérica (199, com pança em vista posterior) e pança (outro espécime: 200, vista lateral direita, aproximadamente; 201, vista lateral esquerda). 202-205, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 193-199 e 202-205; 197-198.

Diversitermes diversimiles, tubo digestivo do operário. 206-210, intestino completo; vista lateral esquerda (208) e vista lateral direita (209). Detalhes do segmento misto (211-212) e valva entérica (213; 214, com pança em vista posterior). 215-218, intestino enrolado, respectivamente, vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 206-210 e 214-218; 211-213.

Velocitermes heteropterus, tubo digestivo do operário. Detalhes do estomodeo (219), segmento misto (220-221) e valva entérica (222; 223, com pança em vista posterior). Intestino enrolado muito semelhante ao de **Diversitermes diversimiles** (figs. 215-218), com valva entérica mais lateralizada. Escalas em mm para figuras 219 e 222-223; 220-221.

Rotunditermes bragantinus, tubo digestivo do operário. Detalhes do estomodeo (224), segmento misto (225-226), valva entérica (227) e proctodeo (228, vista lateral esquerda). 229-232, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 224 e 227; 225-226; 228-232.

Triangularitermes triangulariceps, tubo digestivo do operário. Detalhes do estomodeo (233), segmento misto (234-236), valva entérica (237), pança (238, vista posterior) e proctodeo (239, vista lateral esquerda; 240, vista lateral direita). 241-244, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 234-237; 233 e 238-244.

Nasutitermes corniger, tubo digestivo do operário. 245-250, intestino completo; papo repleto em pontilhado (245); vistas dorso-lateral direita (248) e ventro-lateral direita (249). Detalhes do segmento misto (251-252) e valva entérica (253). 254-257, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 251-253; 245-250 e 254-257.

Cortaritermes silvestrii, tubo digestivo do operário. 258-262, intestino completo; vistas dorsal (261) e lateral direita (262). Detalhes do segmento misto (263-265; 265 sem um par de túbulos de Malpighi), valva entérica (266) e pança (267, vista lateral esquerda; 268, vista posterior). 269-272, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 263; 264-266; 258-262 e 267-272.

Parvitermes discolor, tubo digestivo do operário. 273-277, intestino completo; vista lateral direita (277). Detalhes do estomodeo (278), segmento misto (279-280) e pança (281, vista dorso-lateral esquerda; 282, vista lateral esquerda; 283, vista posterior). 284-287, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 278-280; 273-277 e 281-287.

Obtusitermes bacchanalis, tubo digestivo do operário. 288-293, intestino completo; vistas dorsal (291), lateral direita (292, um pouco anteriorizada) e lateral esquerda (293). Detalhes do segmento misto (294-295), valva entérica (296) e pança (297, dorsal em declive póstero-anterior; 298, ventral em declive ântero-posterior). 299-302, intestino enrolado, respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas em mm para figuras 294-296; 288-293 e 297-302.

Tendências evolutivas: alongamento do segmento misto (encurtamento do mesên tero) e do primeiro segmento proctodeal.

Segmento misto curto ou ausente por re gressão da lingueta mesentérica; primeiro segmento proctodeal curto.

Nasuto geófago

Nasuto

Segmento misto com uma lingueta mesentérica ex terna ao arco intestinal; primeiro segmento proctodeal tubular.

Gêneros com soldados mandibulados
Segmento misto com 2 linguetas mesentéricas internas ao arco intestinal; lingueta ventral longa; primeiro segmento proctodeal curto e fortemente

dilatado. Tendências evolutivas: desaparecimento da lingueta mesentérica dorsal, rotação axial do segmento misto, e eventualmente encurtamento do segmento misto.

TERMITIDAE

Segmento misto originado por regressão de tecido mesentérico; 4 túbulos de Malpighi inseridos aos pares proximalmente no segmento misto.

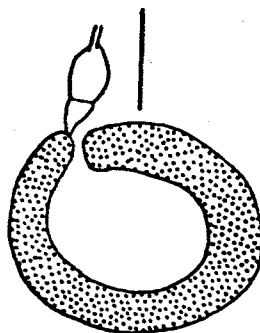
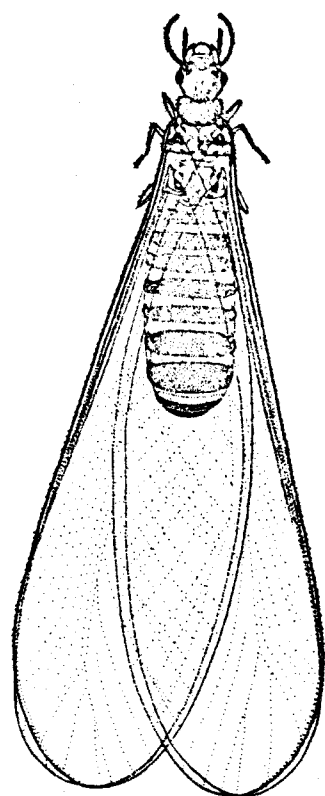
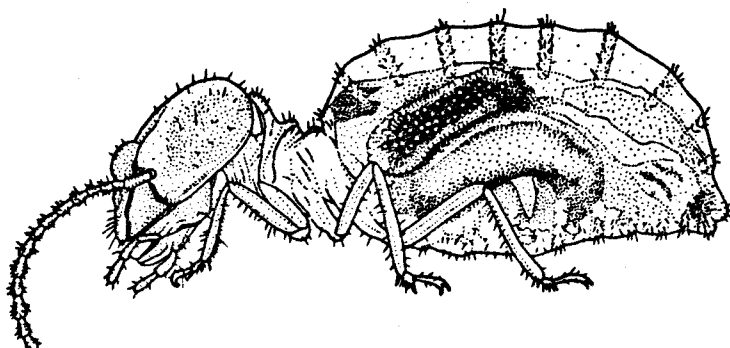
Não-Termitidae (Macrotermitinae incluídos)
Arco mesentérico longo (360º ou mais); 4 ou mais túbulos de Mal

pighi inseridos simetricamente na junção mesêntero-proctodeal; primeiro segmento proctodeal cônico ou moderadamente alongado, não di latado.

Figura 303. Série de transformação evolutiva do tubo digestivo do operário nos Termitidae.

MANDÍBULAS DO ALADO E OPERÁRIO

I. INTRODUÇÃO

A morfologia mandibular das castas do alado e operário é importante para a taxonomia dos cupins, sendo atualmente rotineiramente apresentada na descrição dos gêneros e espécies. Desde o extenso estudo de Ahmad (1950) a morfologia mandibular tem sido utilizada para a elaboração de filogenias dos gêneros de Isoptera; o mesmo é válido para a subfamília Nasutitermitinae (Sands, 1965; Weidner, 1966; Sen-Sarma, 1968; Krishna, 1970). Estudos sobre as adaptações da morfologia mandibular à dieta também foram conduzidos principalmente em estudos taxonômicos (Sands, 1965, 1972a; Sands & Lamb, 1975; Miller, 1986) e em poucos casos em estudos de natureza não taxonômica (Deligne, 1966; Sands, 1972b; Fontes, apêndice 1).

O objetivo deste capítulo é tentar reconhecer os padrões mandibulares presentes nos gêneros neotropicais de Nasutitermitinae, a variabilidade na morfologia mandibular entre alado e operário e entre tipos de operário,e o valor da morfologia mandibular para a sistemática da subfamília.

II. PADRÕES MANDIBULARES - ADAPTAÇÕES ALIMENTARES

Quatro padrões morfológicos, adaptativos ao hábito alimentar, podem ser tentativamente propostos, com o suporte de dados prévios da literatura (Sands, 1965: 10, 1972b: 26-28; Deligne, 1966: 1323-1325; Sands & Lamb, 1975: 191; Fontes, 1981a: 38-41, apêndice 1). Excluem-se as mandíbulas do alado e "operário com intervalo amplo", conforme se esclarecerá adiante. Os dentes apicais foram agrupados em cinco classes de tamanho, de acordo com o índice da mandíbula esquerda (os limites de cada classe foram arbitrariamente estipulados; tabelas 8-9): até 0,35, muito pequenos; 0,36-0,60, pequenos; 0,61-1,00, moderadamente desenvolvidos; 1,01-2,00, grandes; acima de 2,00, muito grandes. As principais características dos quatro padrões mandibulares são apresentadas na tabela 7.

PADRÃO I (CORTANTE)

As mandíbulas cortantes possuem margens afiadas longas e largas, apropriadas para o corte de fibras vegetais. Suas regiões molares, côncavas e com estrias moderadamente desenvolvidas, devem atuar na trituração das pequenas partículas cortadas, de natureza moderadamente macia (partes tenras da vegetação viva, folhedo, madeira podre). Encontradas em **Syntermes**, **Rhynchotermes**, **Constrictotermes**, **Tenuirostritermes** e **Velocitermes**, que forrageiam em campo aberto, e **Cornitermes** e **Diversitermes** (figs. 304-372).

Descrição. Os dentes apicais são pequenos (**Cornitermes**) a muito pequenos. Na mandíbula esquerda a margem posterior do dente primeiro + segundo marginal e o terceiro dente marginal contribuem para formar uma lâmina larga, comprida, reta e de gume afiado. O dente molar é robusto e atua virtualmente como uma continuação da lâmina cortante mandibular. Na mandíbula direita os dentes primeiro e segundo marginais são poderosos, com margens posteriores mais longas e muito afiadas. O primeiro dente marginal sobrepõe-se posteriormente ao segundo dente marginal. A proeminência molar da mandíbula esquerda é longa, ultrapassando grandemente a borda cortante mandibular. A placa molar da mandíbula direita representa cerca de 1/3 do comprimento mandibular e é moderadamente côncava, tendo 4-7 estrias moderadamente desenvolvidas e nítida chanfradura basal.

As mandíbulas de **Constrictotermes** (figs. 367-372) discordam em alguns detalhes

do padrão geral cortante. Na mandíbula esquerda, a lâmina cortante é bem mais estreita e algo sinuosa (isto é, menos retificada em vista frontal mandibular), o terceiro dente marginal é proeminente e o dente molar, embora robusto, está um pouco retraído da margem cortante. Na mandíbula direita o primeiro dente marginal se sobrepõe apenas muito levemente ao segundo dente marginal e a placa molar é muito mais longa (cerca de metade do comprimento mandibular), apresenta estrias distais mais desenvolvidas e não possui chanfradura basal.

PADRÃO II (TRITURANTE)

As mandíbulas triturantes são distintas pelas regiões molares planas e dotadas de poderosa estriação, próprias para a trituração de fibras vegetais mais duras. Presentes tipicamente em **Nasutitermes** e **Cortaritermes** (figs. 373-390), e com algumas modificações também em **Parvitermes** e **Obtusitermes**.

Descrição. Os dentes apicais são pequenos. A dentição marginal de ambas as mandíbulas é desenvolvida à semelhança do padrão cortante. A proeminência molar da mandíbula esquerda projeta-se pouco além da margem cortante e é truncada ou arredondada no ápice. A placa molar da mandíbula direita representa cerca de 1/3 do comprimento mandibular, é plana, com 5-12 estrias poderosas, e apresenta chanfradura basal pouco nítida.

Parvitermes e **Obtusitermes** diferem como se segue (figs. 391-408). O primeiro dente marginal da mandíbula direita se sobrepõe apenas muito levemente ao segundo dente marginal. A proeminência molar da mandíbula esquerda projeta-se mais da borda cortante mandibular (porém menos do que no padrão cortante). A placa molar da mandíbula esquerda é um tanto côncava na metade proximal, e apresenta 3-8 estrias menos desenvolvidas do que em **Nasutitermes** e **Cortaritermes**, e distinta chanfradura basal.

PADRÃO III (GEÓFAGO)

A característica básica da mandíbula geófaga é a presença de placa molar fortemente côncava e sem estrias (ou no máximo com estriação vestigial). Presentes em **Paracornitermes**, **Labiotermes**, **Embiratermes**, **Cyrilliotermes**, **Ibitermes**, **Armitermes**, **Curvi-**

termes, **Angularitermes**, **Cyranotermes**, **Araujotermes**, **Coatitermes**, **Agnathotermes**, **Atlantitermes**, **Subulitermes** e **Convexitermes**. Esses gêneros não podem ser sempre considerados estritamente geófagos, mas ingerem grande quantidade de solo em mistura com a matéria vegetal bem degradada de que se alimentam; apenas **Armitermes** parece excluir por completo o regime geófago.

Embora adaptadas à mobilização e ingestão de grande quantidade de alimento macio, as mandíbulas geófagas também mostram especializações para a exploração de outras fontes alimentares. Elas devem ser capazes de cortar com eficiência, pelo menos em certos casos, conforme denota a presença de longa margem cortante (menos desenvolvida, porém, que nos padrões cortante e triturante) em **Angularitermes**, **Cyranotermes** e gêneros com soldados mandibulados.

Descrição (figs. 409-447; apêndice 1, figs. 1-63). Os dentes marginais são moderadamente desenvolvidos a muito grandes, sempre maiores do que os primeiros marginais. O desenvolvimento da dentição marginal é variável, mas menor do que nos padrões cortante e triturante; ela é grandemente reduzida quando o desenvolvimento dos dentes apicais é máximo (**Cyrilliotermes**, **Curvitermes** e **Cyranotermes**; figs. 433-444). A lâmina cortante da mandíbula esquerda, formada pelos dentes primeiro + segundo e terceiro marginais, é usualmente estreita (moderadamente larga em **Paracornitermes**, **Labiotermes** e **Armitermes**, figs. 409-426) e sinuosa em vista frontal (é reta quando muito curta). O terceiro dente marginal é desenvolvido (**Araujotermes**, **Atlantitermes**, **Coatitermes**, **Convexitermes**, **Subulitermes** e **Agnathotermes**) ou reduzido. O dente molar é robusto e pode guardar semelhança com o das mandíbulas cortantes, por configurar uma continuação da margem cortante mandibular (**Angularitermes**, **Cyranotermes** e gêneros com soldados mandibulados). Na mandíbula direita, o primeiro dente marginal não se sobrepõe posteriormente ao segundo dente marginal, o qual é pequeno e pode até faltar (**Cyranotermes**); formam entre si ângulo igual ou maior que 90^{o}. A proeminência molar da mandíbula esquerda é longa e ultrapassa grandemente a borda cortante mandibular. A placa molar representa 1/3, ou pouco mais, do comprimento da mandíbula direita e é fortemente côncava, com nítida chanfradura basal. Estrias estão ausentes na placa molar de **Angularitermes**, **Cyranotermes** e gêneros com soldados mandibulados; 4 a 6 estrias vestigiais estão presentes

na placa molar dos demais gêneros, sendo mais desenvolvidas em **Convexitermes**.

PADRÃO IV

Reúnem-se aqui as mandíbulas com borda cortante bem menos desenvolvida do que nos padrões cortante e triturante, e regiões molares fortemente côncavas, como no padrão geófago, porém nitidamente estriadas (mas menos do que nas mandíbulas cortantes). São adaptadas à ingestão de matéria vegetal macia. Presentes em **Procornitermes**, **Rotunditermes**, **Triangularitermes**, **Coendutermes**, **Caetetermes** (figs. 448-480).

Descrição. Os dentes apicais são pequenos. A borda cortante da mandíbula esquerda, formada pelos dentes primeiro + segundo e terceiro marginais, não é particularmente larga e é um tanto sinuosa em vista frontal. O terceiro dente marginal é bem desenvolvido, sendo menor em **Procornitermes**. O dente molar não amplia a margem cortante mandibular; ele é mais robusto e visível em **Procornitermes**, e totalmente, ou quase, oculto sob a proeminência molar nos demais gêneros. O desenvolvimento da dentição marginal da mandíbula direita é semelhante ao das mandíbulas geófagas. A proeminência molar ultrapassa grandemente a margem cortante mandibular, como nas mandíbulas cortantes. A placa molar representa 1/3, ou pouco mais, do comprimento da mandíbula direita e é côncava, com nítida chanfradura basal e 5-10 estrias, que são menos desenvolvidas do que nas mandíbulas cortantes.

III. VARIABILIDADE INTRAESPECÍFICA NA MORFOLOGIA MANDIBULAR

ALADO X OPERÁRIO

Exemplos de diferenças na morfologia mandibular entre as castas do alado e do operário são comuns, em gêneros com diversas dietas (Sands, 1965, 1972a, 1972b; Ahmad, 1968; Mathews, 1977; Fontes, 1979, 1981a, 1982a, 1985b, apêndice 2). A dentição marginal e principalmente as regiões molares costumam ser menos desenvolvidas no alado. Os dentes apicais podem ser um pouco mais ou um pouco menos desenvolvidos no alado (p.ex., respectivamente **Constrictotermes** e **Cyrilliotermes**; tabelas 8-9).

O alado,casta de função reprodutora e mantenedora da homeostase social, não forrageia em busca de alimento e, exceto no primórdio da colônia, ao modelar e selar a pequena câmara nupcial, tampouco atua na construção do ninho e suas galerias. As mandíbulas do alado, portanto, não expressam necessariamente adaptações funcionais tão evidentes quanto as mandíbulas do operário ("intervalo estreito" e operário pequeno), peculiaridade que deve conferir às mandíbulas do alado um caráter mais conservador dentro do gênero, e mais próximo do padrão ancestral. Podemos mesmo assumir que, quanto maior a diferença de alimentação entre a forma atual e a forma ancestral que lhe deu origem, tanto maiores serão as distinções entre as mandíbulas do alado e do operário presentes na forma atual.

Uma excelente justificativa para as proposições acima encontra-se em **Constrictotermes**. Neste gênero, as mandíbulas do alado e do operário (figs. 311-372) são tão diferentes que, segundo o atual valor taxonômico atribuído à morfologia mandibular,com tranquilidade poder-se-ia afirmar que as duas castas não são congenéricas (e, de fato,a princípio tal dessemelhança levou-me a suspeitar de erro de identificação)! Por outro lado, tão grande é a semelhança entre as mandíbulas dos alados de **Constrictotermes** (figs. 361-363) e **Diversitermes** (figs. 349-351) que com igual desprendimento poder-se-ia assegurar que os alados são congenéricos! A semelhança mandibular entre alados de **Constrictotermes** e **Diversitermes** reflete a condição ancestral.

DIMORFISMO MANDIBULAR NA CASTA DO OPERÁRIO

Dimorfismo mandibular intraespecífico no operário dos Nasutitermitinae foi recentemente constatado por Fontes (1981a, 1982b: 405, 1983a: 188, apêndice 1) em 6 gêneros nasutos geófagos. As mandíbulas diferem basicamente pela largura do intervalo entre o terceiro dente marginal (M3) e a proeminência molar (prm) da mandíbula esquerda (fig. 304), donde advêm as denominações propostas por Fontes (l.c.) para cada tipo de operário: "operário com intervalo estreito" e "operário com intervalo amplo". A única constatação prévia de dimorfismo mandibular intraespecífico na casta do operário provém da subfamília Macrotermitinae (Sands, 1972b: 26-28, **Odontotermes** e **Microtermes**; veja adiante).

Dimorfismo mandibular está presente no operário de 12 gêneros neotropicais da

subfamília: operário médio de **Syntermes**, gênero com soldado mandibulado; operário grande de **Velocitermes**, **Constrictotermes**, **Diversitermes**, **Caetetermes** e **Obtusitermes**, gêneros não geófagos com soldado nasuto; operário "monomórfico" de **Convexitermes**, **Atlantitermes**, **Araujotermes**, **Coatitermes**, **Subulitermes** e **Agnathotermes**, gêneros geófagos com soldado nasuto. Exceto pelas mandíbulas, os 2 tipos de operário são praticamente idênticos. A unica exceção é **Obtusitermes** (pelo menos **O. bacchanalis**, cuja casta do operário foi erroneamente descrita como monomórfica por Mathews, 1977: 178), onde o "operário com intervalo amplo" tem cabeça fortemente amarela, contrastando com a cabeça branca do "operário com intervalo estreito". O "operário com intervalo amplo" é menos freqüente, em quase todos os gêneros.

Diformismo mandibular está ausente no operário monomórfico de **Paracornitermes**, **Labiotermes**, **Procornitermes**, **Cornitermes**, **Armitermes**, **Curvitermes**, **Embiratermes**, **Cyrilliotermes** e no operário dimórfico de **Rhynchotermes**, todos com soldados mandibulados, e no operário monomórfico de **Rotunditermes** e dimórfico de **Triangularitermes**, **Nasutitermes** e **Cortaritermes**, com soldados nasutos. O material disponível não permitiu diagnosticar a ocorrência de dimorfismo mandibular na casta do operário de **Tenuirostritermes**, **Coendutermes**, **Parvitermes** e **Ibitermes**.

ONTOGENIA OU ADAPTAÇÃO — QUAL O SIGNIFICADO DO DIMORFISMO MANDIBULAR DO OPERÁRIO DOS NASUTITERMITINAE?

Parece lógico procurar uma explicação ontogenética ou adaptativa para o dimorfismo mandibular do operário dos Nasutitermitinae. As respostas encontradas nesses dois campos são, porém, pouco esclarecedoras.

Fontes (apêndice 1, p. 24-25) empreendeu breve estudo ontogenético e constatou que nos gêneros geófagos com soldados nasutos o dimorfismo mandibular não está associado a diferenças de instar. Os dois tipos de operários parecem provir de linhagens ontogenéticas distintas.

Quanto ao valor adaptativo das mandíbulas, Sands (1972b: 26-28, fig. 1) relata que em **Odontotermes** e **Microtermes** (Macrotermitinae) "... the major worker mandibles are specialized for the purpose of foraging whilst in the minor workers the cutting edges and grinding molars are less developed and more like those of the reproductive

castes" e que os operários pequenos "... are responsible for virtually all of the tunneling and construction work on the foraging shelters...". A figura 1 de Sands permite verificar que no alado e operário pequeno os dentes apicais são maiores e o intervalo entre o terceiro dente marginal e a proeminência molar da mandíbula esquerda é mais ampla. Tais semelhanças também podem ser notadas ao se compararem as mandíbulas do alado e "operário com intervalo amplo" dos Nasutitermitinae neotropicais (veja também discussão a seguir, sobre o valor taxonômico do dimorfismo mandibular), mas nesta subfamília o dimorfismo mandibular não está associado a operários de diferentes tamanhos. Por analogia com os Macrotermitinae, o "operário com intervalo amplo" dos Nasutitermitinae poderia eventualmente estar mais adaptado às atividades construtoras (mas faltam estudos comprobatórios), ou poderia ainda representar um genótipo rélicto, oriundo da manifestação gênica dessa especialização, já desaparecida ao longo da evolução da subfamília.

É interessante que dimorfismo mandibular está presente no operário médio de **Syntermes**, e no operário grande ou operário "monomórfico" de 11 gêneros com soldados nasutos. Seriam esses operários ontogeneticamente equivalentes?

VALOR TAXONÔMICO DO DIMORFISMO MANDIBULAR DO OPERÁRIO

As mandíbulas do "operário com intervalo amplo" são geralmente mais parecidas com as do alado, do que as do "operário com intervalo estreito". Assim, a placa molar é estreitada e os dentes apicais são maiores em **Syntermes**, **Velocitermes**, **Diversitermes**, **Constrictotermes** e **Caetetermes** (figs. 304-306, 310-312; 337-342; 349-354; 361-363;457-462; tabelas 8-9). Essa semelhança é evidente, porém não tão marcante, nos gêneros geófagos com soldados nasutos (Fontes, 1981a, apêndice 1, figs. 1-54): a placa molar é estreitada em **Coatitermes** e **Araujotermes**, e a ponta do primeiro dente marginal da mandíbula direita é mais próxima da ponta do dente apical em **Convexitermes** e **Atlantitermes**.

A razão para a similaridade entre as mandíbulas do alado e do "operário com intervalo amplo" é obscura (genótipo rélicto, adaptação funcional, ou outra?), mas esse fato permite que, na prática, as mandíbulas do "operário com intervalo amplo" sejam tomadas como modelo das mandíbulas do alado, na ausência desta casta. Será correta a previsão de que os dentes apicais das mandíbulas do alado de **Obtusitermes bacchanallis**,

casta até o presente desconhecida, serão mais desenvolvidos do que no "operário com intervalo estreito" e operário pequeno?

O "operário com intervalo amplo" está amplamente distribuído na subfamília Nasutitermitinae (figs. 481-483, gêneros **Syntermes**, **Agnathotermes**, **Atlantitermes**, **Coatitermes**, **Araujotermes**, **Subulitermes**, **Convexitermes**, **Caetetermes**, **Constrictotermes**, **Velocitermes**, **Diversitermes** e **Obtusitermes**) e parece ocorrer também na subfamília Macrotermitinae, conforme discutido anteriormente. Sua presença nos Nasutitermitinae (pelo menos em **Syntermes**, gênero filogeneticamente mais antigo) pode ser uma simplesiomorfia.

IV. FUNÇÃO DO DENTE MOLAR

Sands & Lamb (1975: 190) propuseram a adoção do termo quarto dente marginal em substituição a dente molar (Krishna, 1968: 265). Eles argumentaram que "... in all termites in which it is fully developed the tooth can only have an incisor function. Together with the left third marginal, it works against the right second marginal; in some wood-feeding groups, it appears to be the principal cutting edge of the left mandible". Fontes (1981a: 41-42; apêndice 1, p. 14-17) estudou sob microscopia eletrônica de varredura as regiões molares das mandíbulas dos 8 gêneros nasutos geófagos neotropicais. Ele descreveu duas novas estruturas molares (os espessamentos apicais[1], figs.305--306, ea) e optou pela denominação dente molar, por verificar que esse dente "...faces the molar plate of the right mandible, lying exactly in the space between the apical thickenings of the dorsal and ventral margins of the molar plate; as the molar tooth is connected to the molar prominence through almost all the tooth length, the resulting spoon-like chamber constructed at the distal end of the left molar prominence ... probably helps in driving the food from the molar regions towards the oral cavity" (apêndice 1, p. 22).

---

[1] Cancello (1986: 190-191, figs. 1-2) incorretamente atribuiu a denominação "espessamentos apicais" a Sands (1965), quando essa denominação foi proposta originalmente por Fontes (1981a: 3-4, 40-41, figs. 2-3; 1983a: 188; apêndice 1, p. 4-5, 22, 26-28, figs. 2-3). Também, o termo "chanfradura basal" (Fontes, l.c., baseado em Sands, 1965: 51 "... indentation near basal end of anterior margin of molar plate..." e em Sands & Lamb, 1975: 191 "... basal indentation...") foi utilizado de modo inapropriado por essa autora.

No presente estudo observa-se que o dente molar, independentemente do hábito alimentar, guarda sempre a mesma relação espacial nas regiões molares (Fontes, l.c.), e com freqüência também representa uma extensão da borda cortante mandibular (Sands & Lamb, l.c.). É portanto permissível concluir que o dente molar deve ser importante na condução da massa alimentar das regiões molares à cavidade oral, em todos os gêneros, e, quando bem desenvolvido, deve ter importante função incisória (por exemplo, **Syntermes**, cortador de folhas; **Nasutitermes**, lignívoro; **Curvitermes**, geófago; figs. 307,376, 442).

Os espessamentos apicais, originalmente descritos (Fontes, l.c.) para a placa molar das mandíbulas geófagas é homólogo ao par apical de estrias da placa molar das mandíbulas não geófagas (figs. 305-306).

V. CONCLUSÕES

A morfologia mandibular do alado e do operário é importante na divisão taxonômica dos gêneros de Isoptera. Embora inicialmente a morfologia da dentição mandibular tenha sido considerada muito conservadora e útil aos propósitos filogenéticos, não refletindo adaptações ao regime alimentar (Ahmad, 1950: 76; Emerson, 1960: 2; Sen-Sarma, 1968: 19), atualmente parece ser consenso geral que as mandíbulas mostram, tanto na dentição como nas regiões molares, adaptações muito evidentes para a alimentação, as quais se manifestam com maior clareza no operário e podem ocorrer convergentemente em gêneros não aparentados das várias famílias de Termitidae (Sands, 1965: 10, 1972b: 26-28; Deligne, 1966: 1323-1325; Sands & Lamb, 1975: 190, 191; Fontes, 1981a: 38-42, apêndice 1; Miller, 1986: 204-205).

O presente estudo reforça as proposições prévias da literatura, acerca da especialização das mandíbulas para a alimentação. Há adaptações morfológicas para colheita, trituração e ingestão de alimentos. É entretanto importante assinalar que essa potencialidade adaptativa pode ser grandemente subestimada quando apenas a morfologia é considerada. Como exemplo, tomemos **Armitermes euamignathus**: essa espécie,com mandíbulas de padrão morfológico geófago,é capaz de explorar razoável variedade de recursos

alimentares (Domingos, 1983), mas parece excluir o geófago.

Na subfamília Nasutitermitinae podem ser reconhecidos os padrões mandibulares cortante (I), triturador (II) e geófago (III), embora formas intermediárias (IV) não sejam incomuns. Basicamente, a presença de regiões molares fortemente côncavas associa-se à ingestão de alimento macio, mobilizado em grande quantidade, enquanto regiões molares aplanadas e dotadas de estriação poderosa servem à trituração de fibras vegetais mais duras. O maior desenvolvimento da dentição apical também parece estar relacionado à obtenção de alimento mais macio. A dentição marginal é variavelmente desenvolvida para corte. O dente molar opera com a placa molar da mandíbula oposta, para ingestão da massa alimentar, e pode também ampliar a borda cortante mandibular.

Dimorfismo mandibular na casta do operário é um achado freqüente, presente em pelo menos 12 gêneros neotropicais de Nasutitermitinae. Há intrigante maior semelhança das mandíbulas do alado com as do "operário com intervalo amplo", do que com as do "operário com intervalo estreito" e operário pequeno. A morfologia das mandíbulas do alado aproxima-se mais da ancestral, e pode diferir consideravelmente da morfologia das mandíbulas da casta operária da mesma espécie. Frente a essa variabilidade, devemos ser enfáticos ao ressaltar a importância da avaliação cuidadosa da morfologia mandibular em futuros estudos taxonômicos da subfamília.

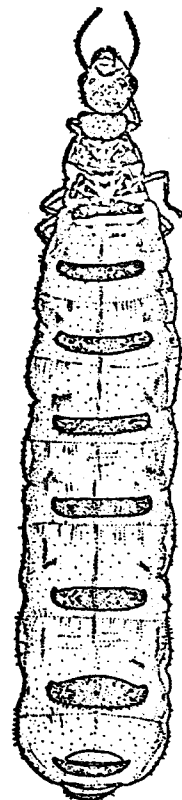



TABELA 7. Principais características das mandíbulas do operário dos Nasutitermitinae neotropicais ("operário com intervalo amplo" excluído), segundo o padrão mandibular

Padrão mandibular	Comprimento da placa molar/comprimento da mandíbula	Número e desenvolvimento das estrias da placa molar	Largura da margem cortante	Sobreposição entre primeiro e segundo dentes marginais	Índice da mandíbula esquerda
I (Cortante)	1/3 a 1/2	4 - 7 estrias moderadamente a fortemente desenvolvidas	muito larga	presente	0,26 - 0,41
II (Triturante)	1/3	3 - 12 estrias fortemente desenvolvidas	muito larga	presente	0,38 - 0,48
III (Geófago)	1/3	0 - 6 estrias rudimentares	estreita a moderadamente larga	ausente	0,77 - 2,64
IV	1/3	5 - 10 estrias rudimentares a fracamente desenvolvidas	estreita a moderadamente larga	ausente	0,46 - 0,53

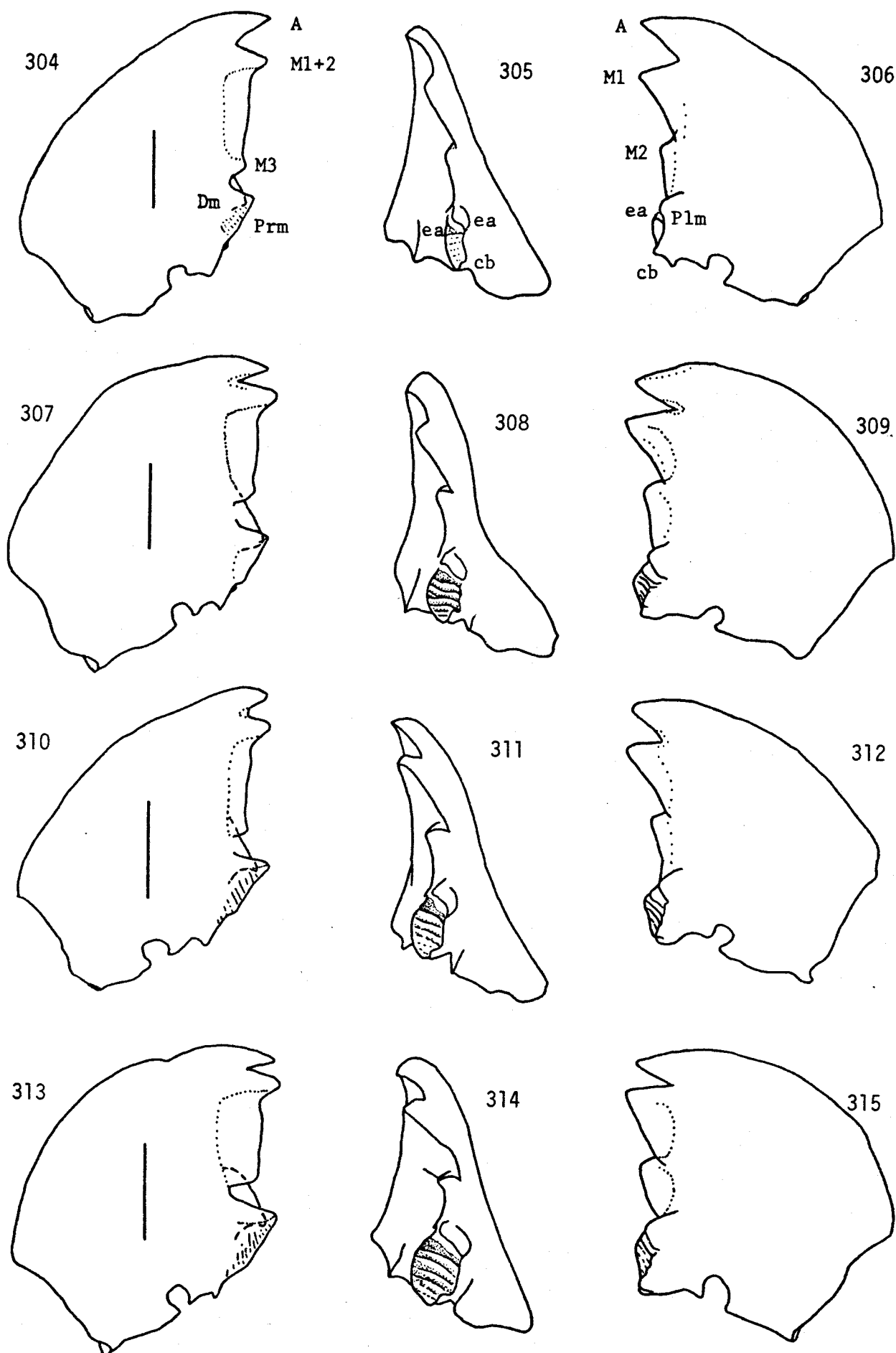
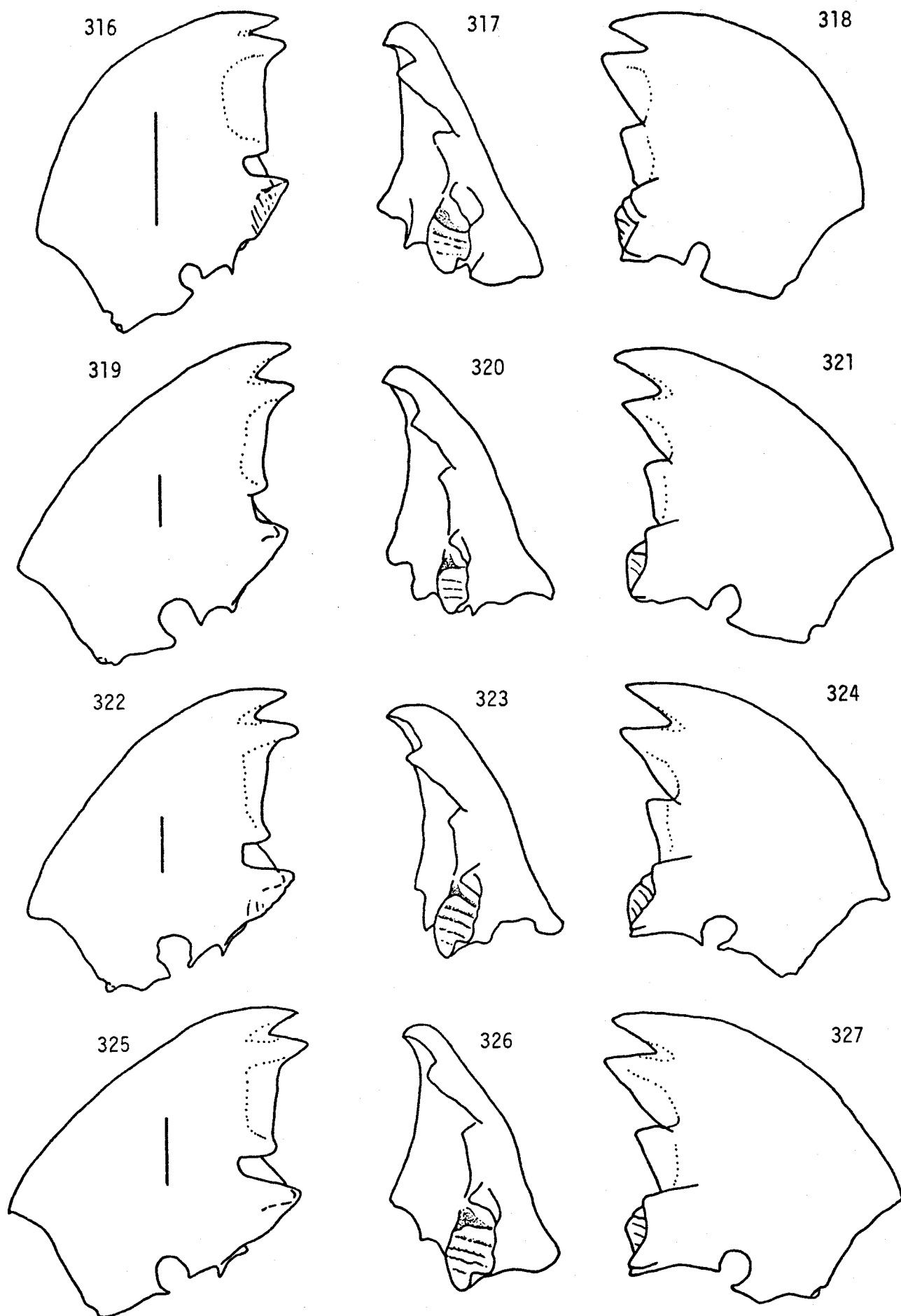
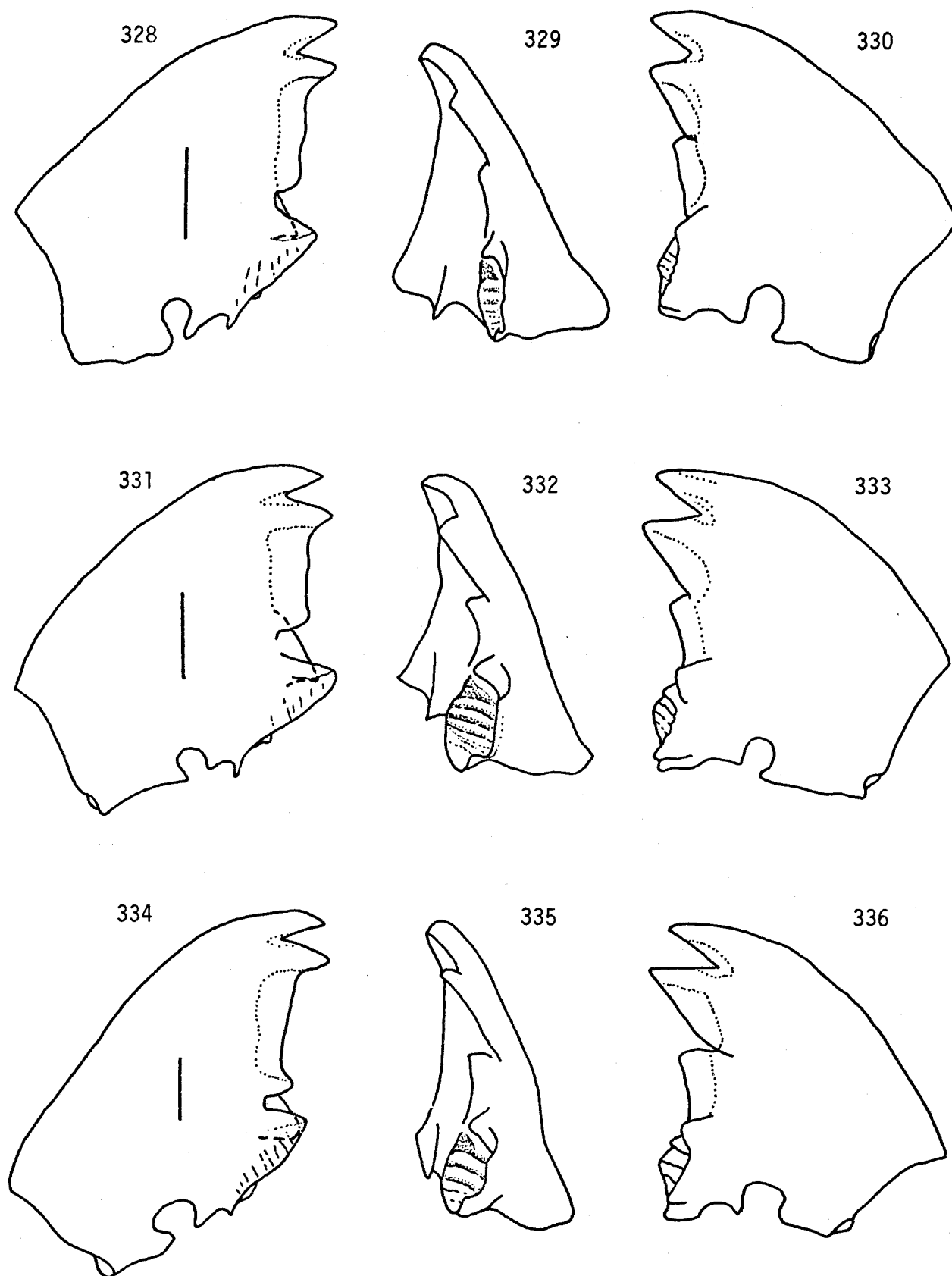
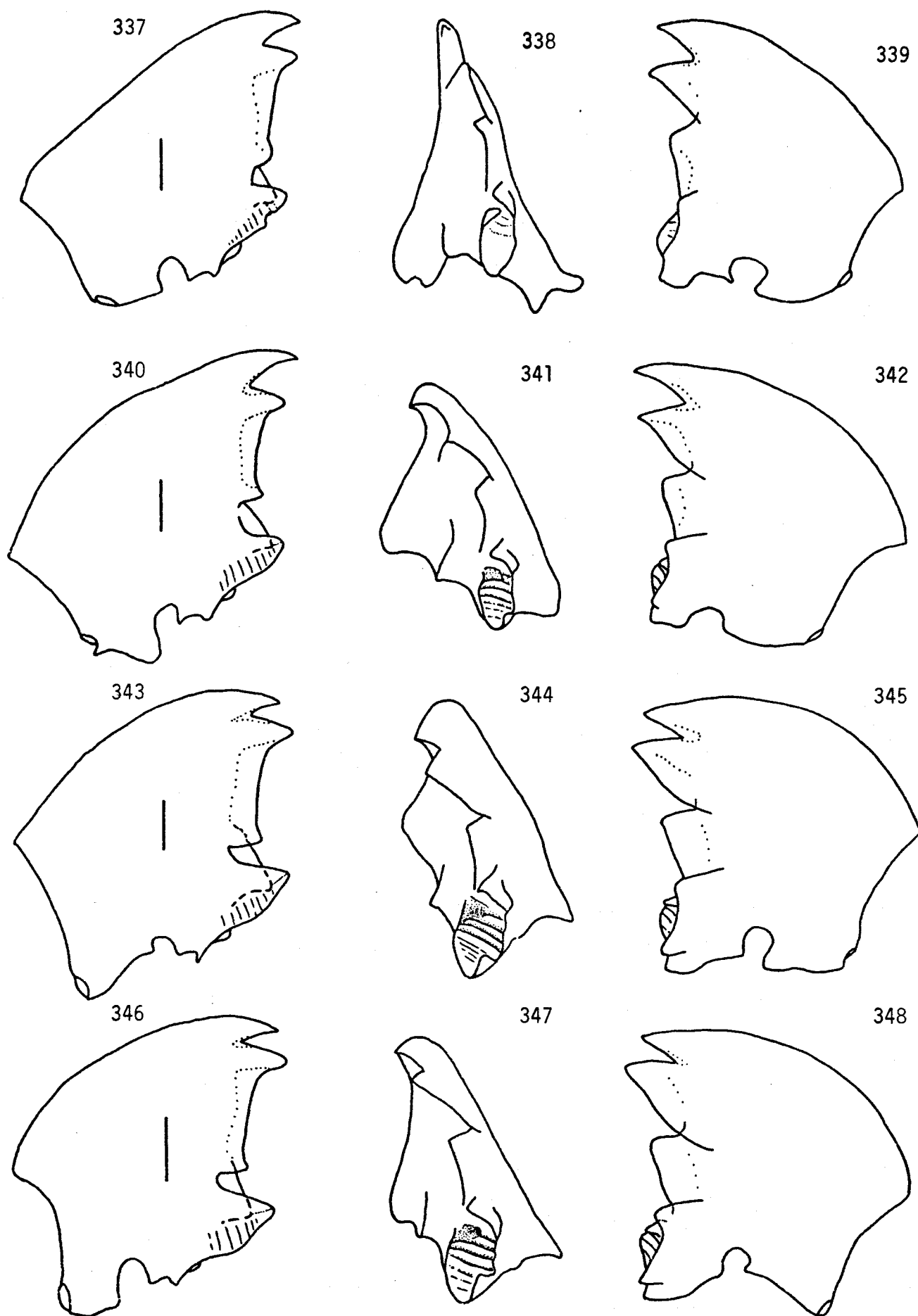
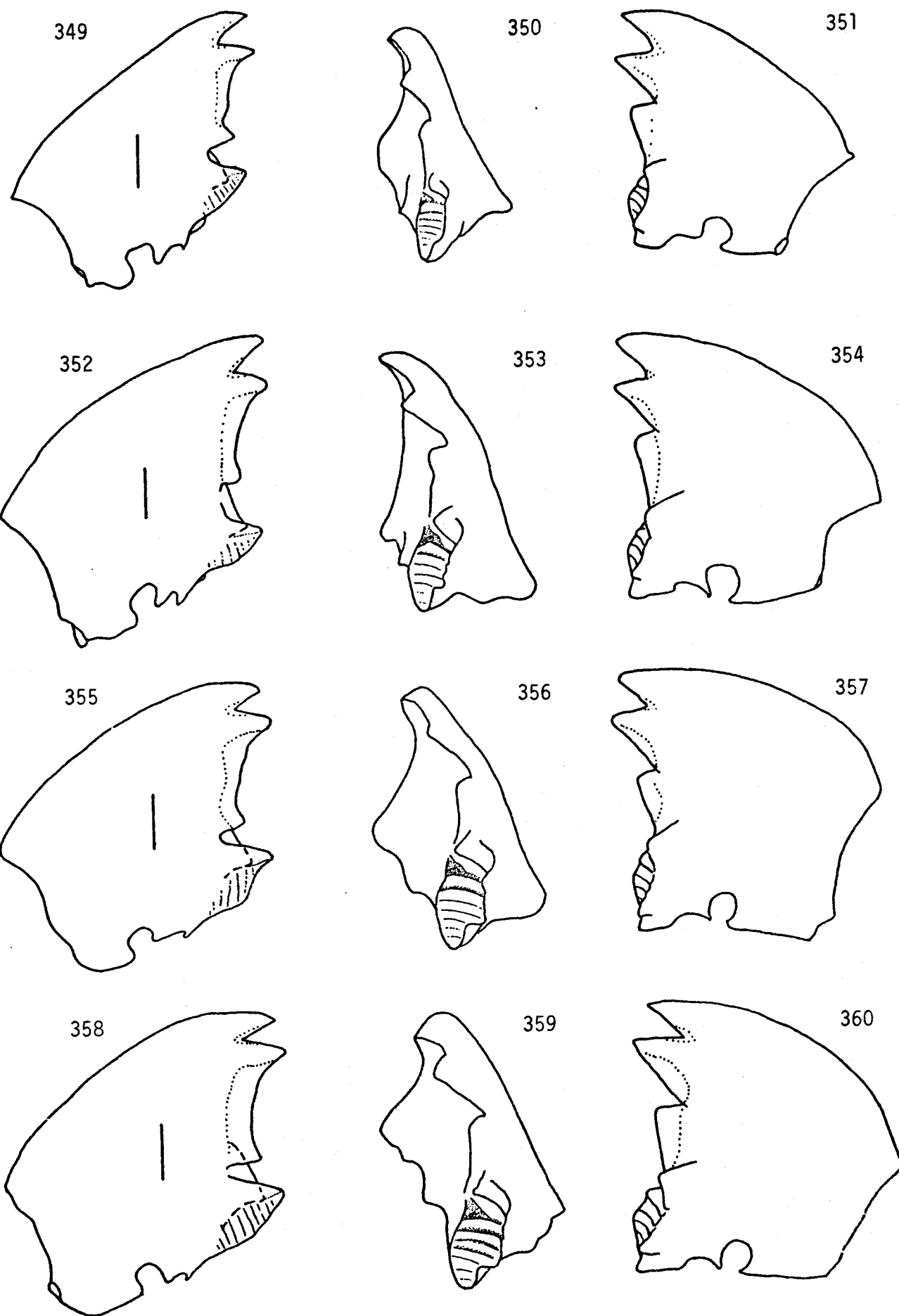
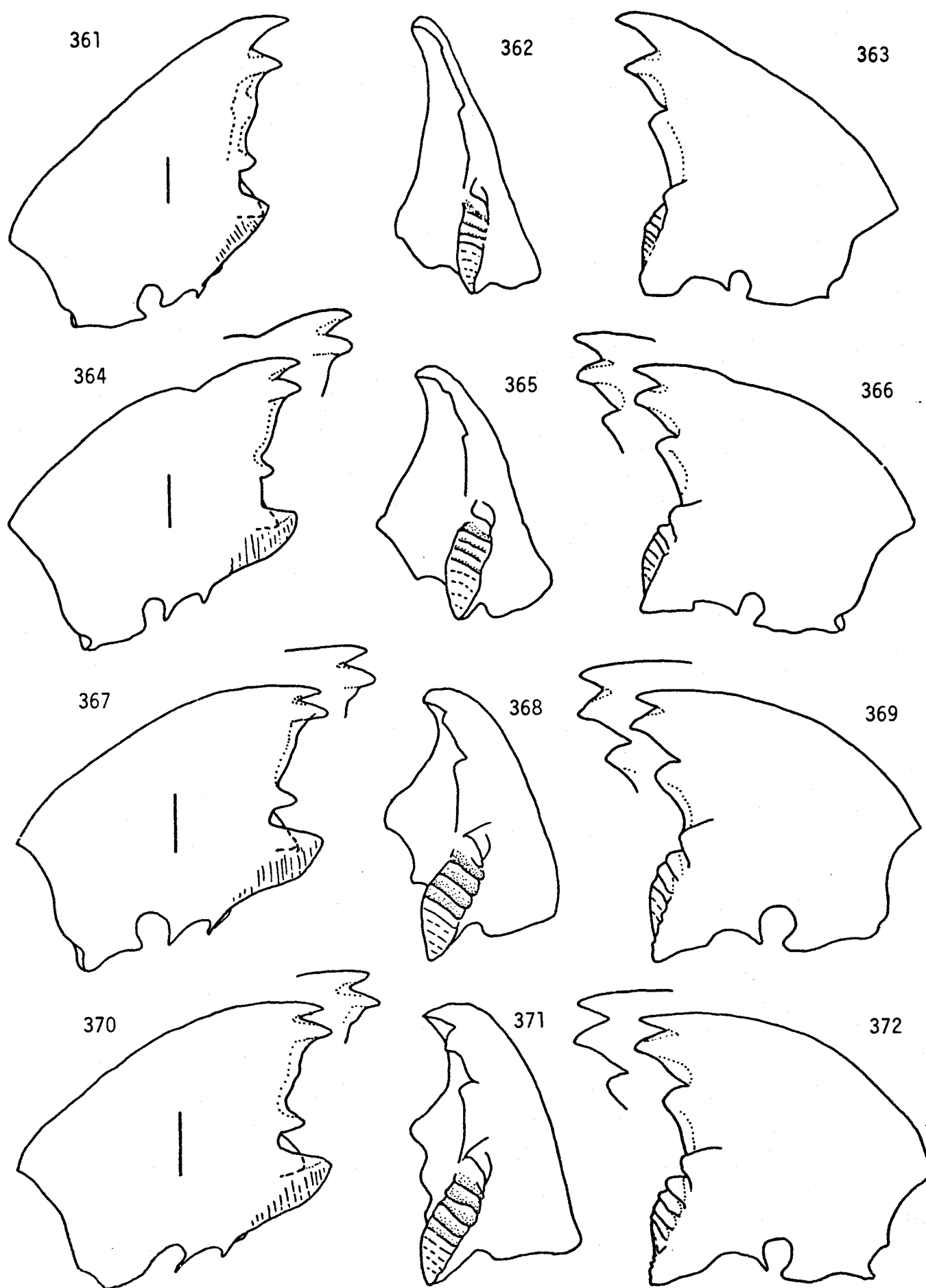
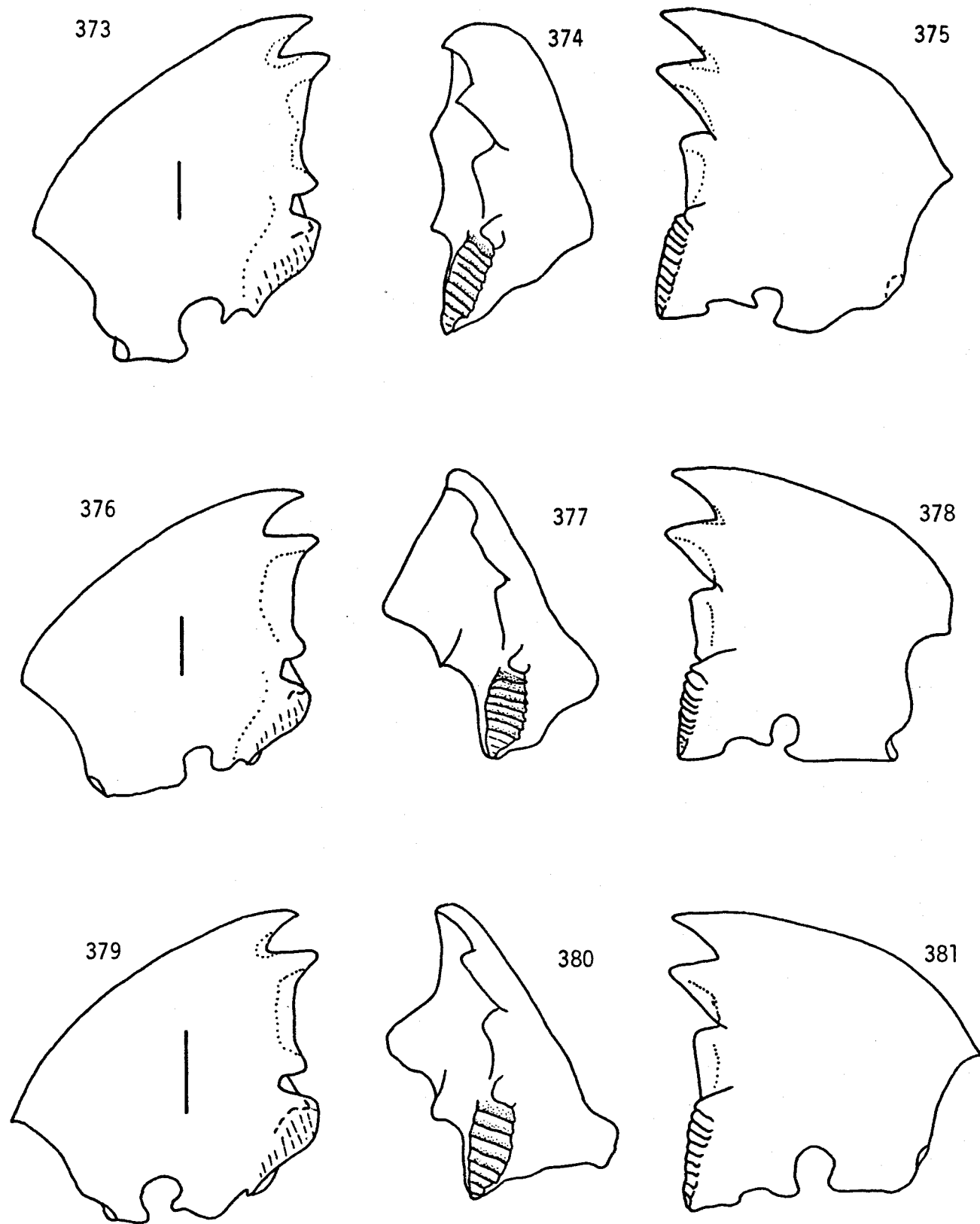
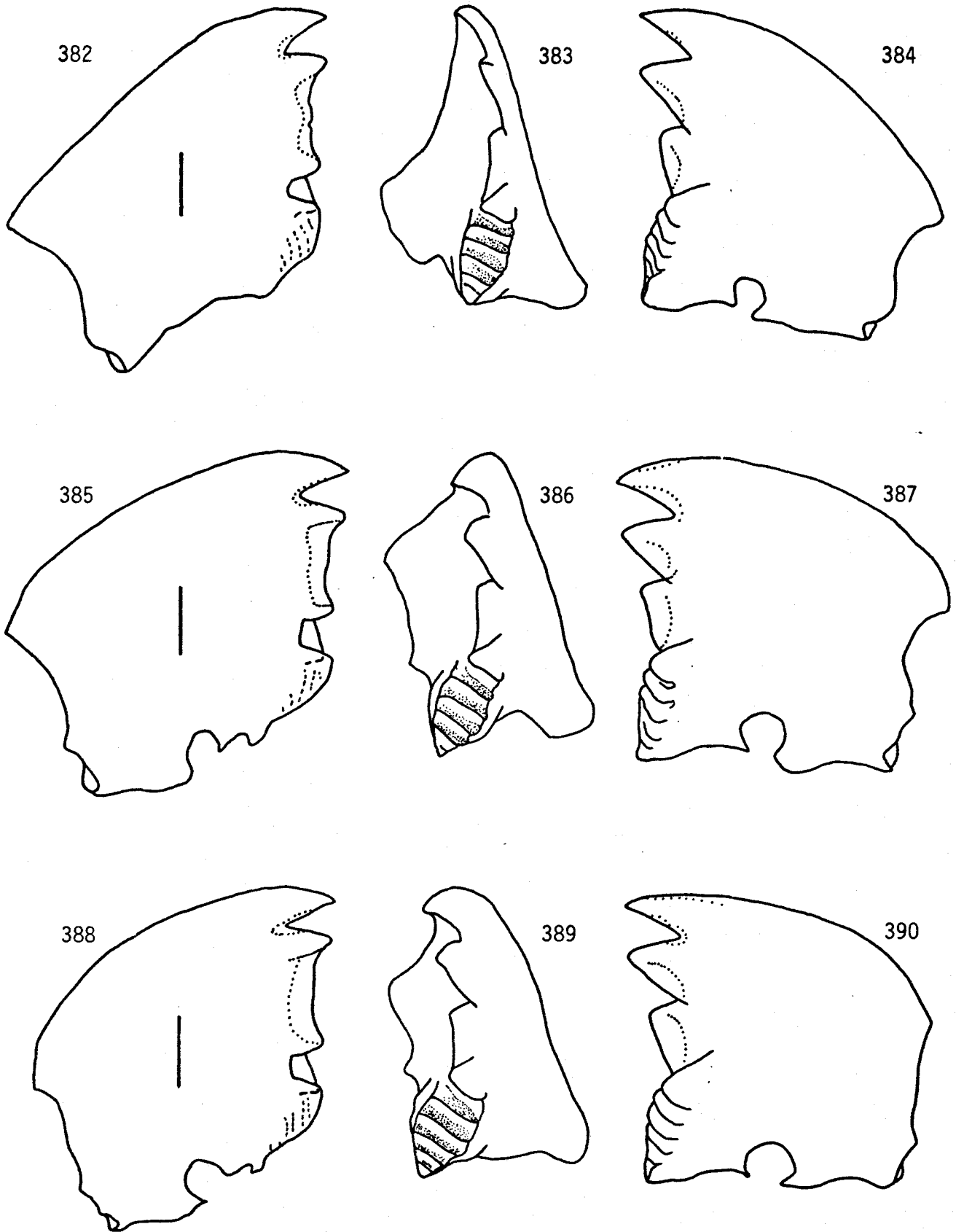
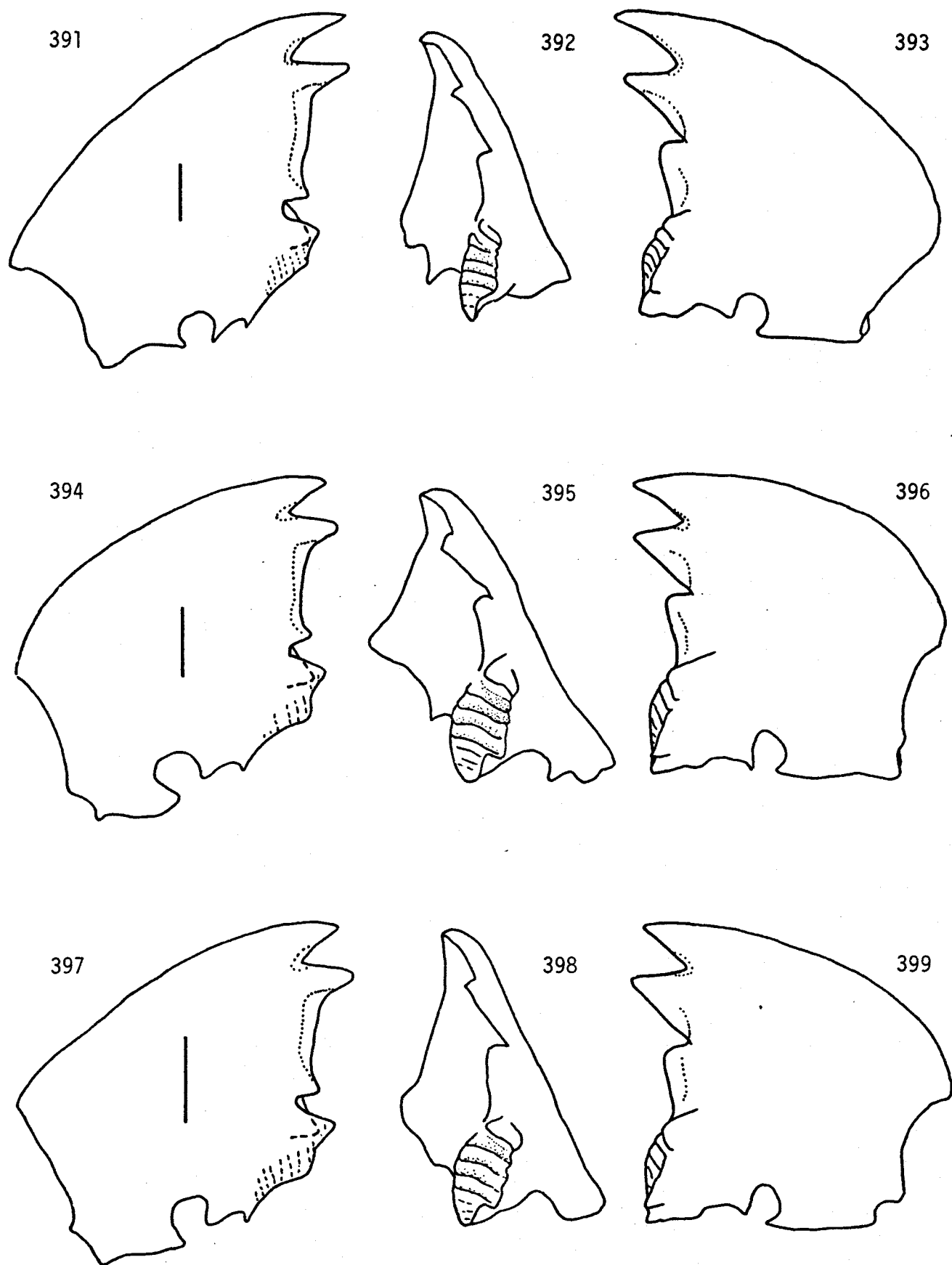
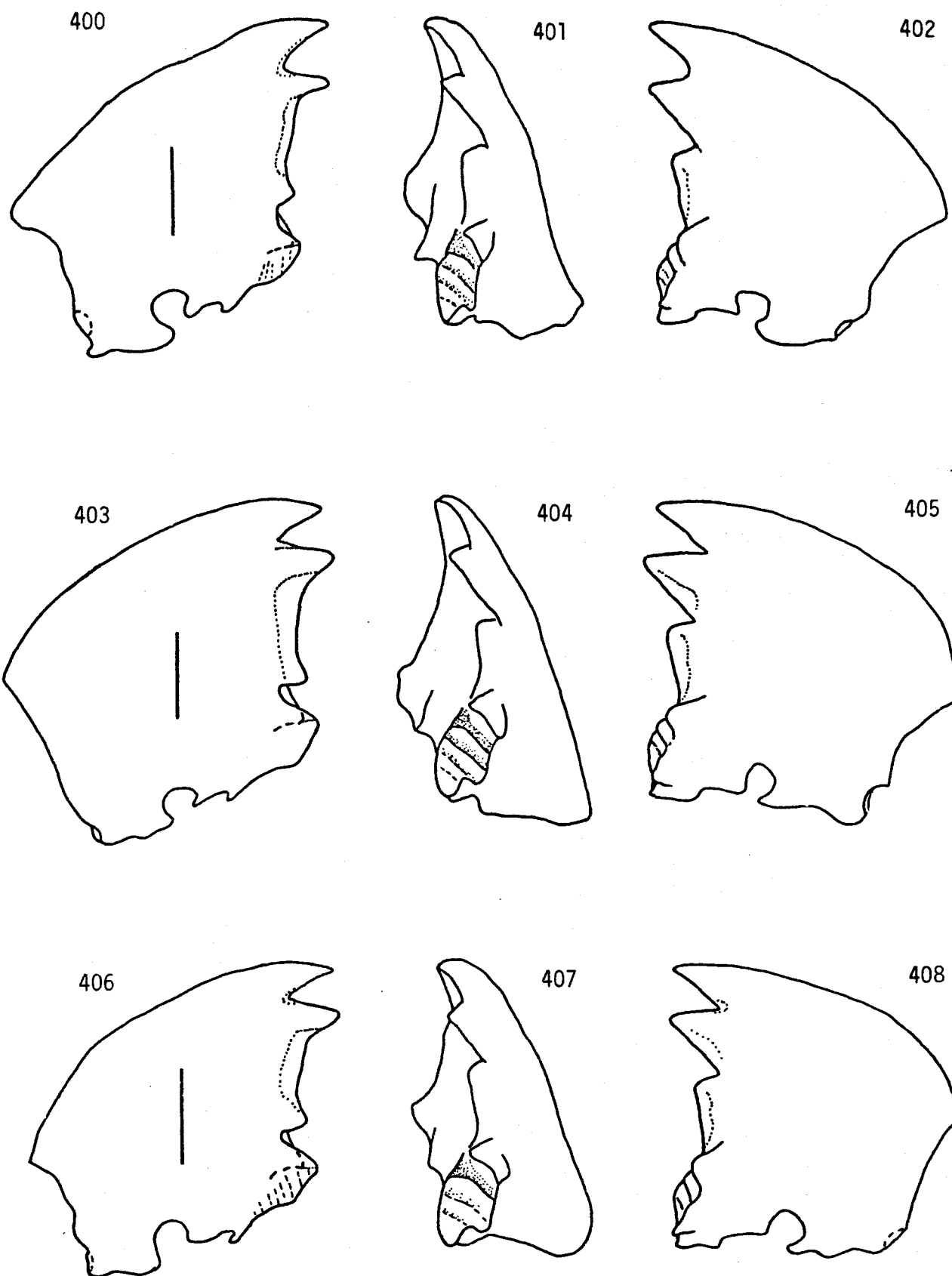
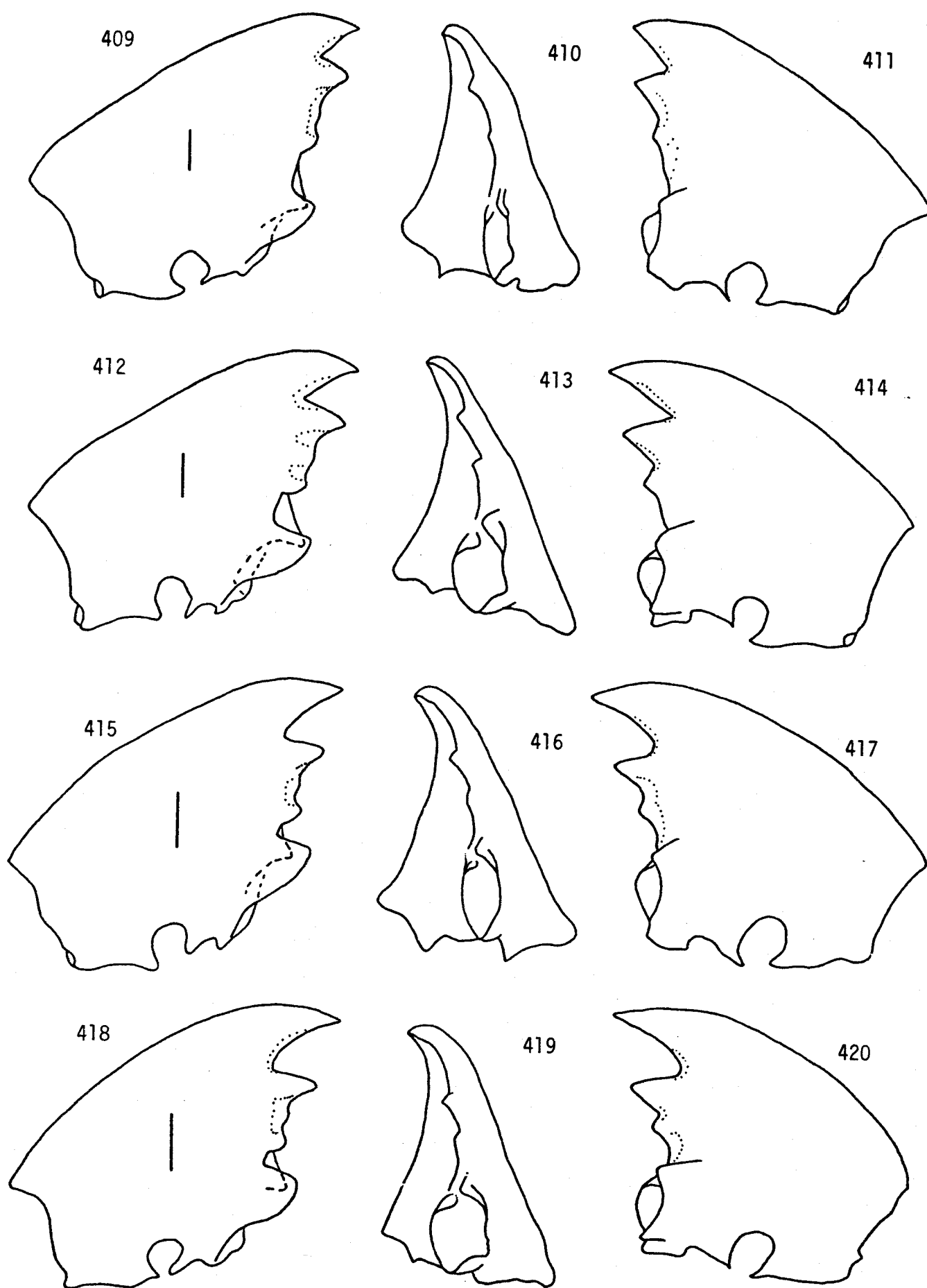
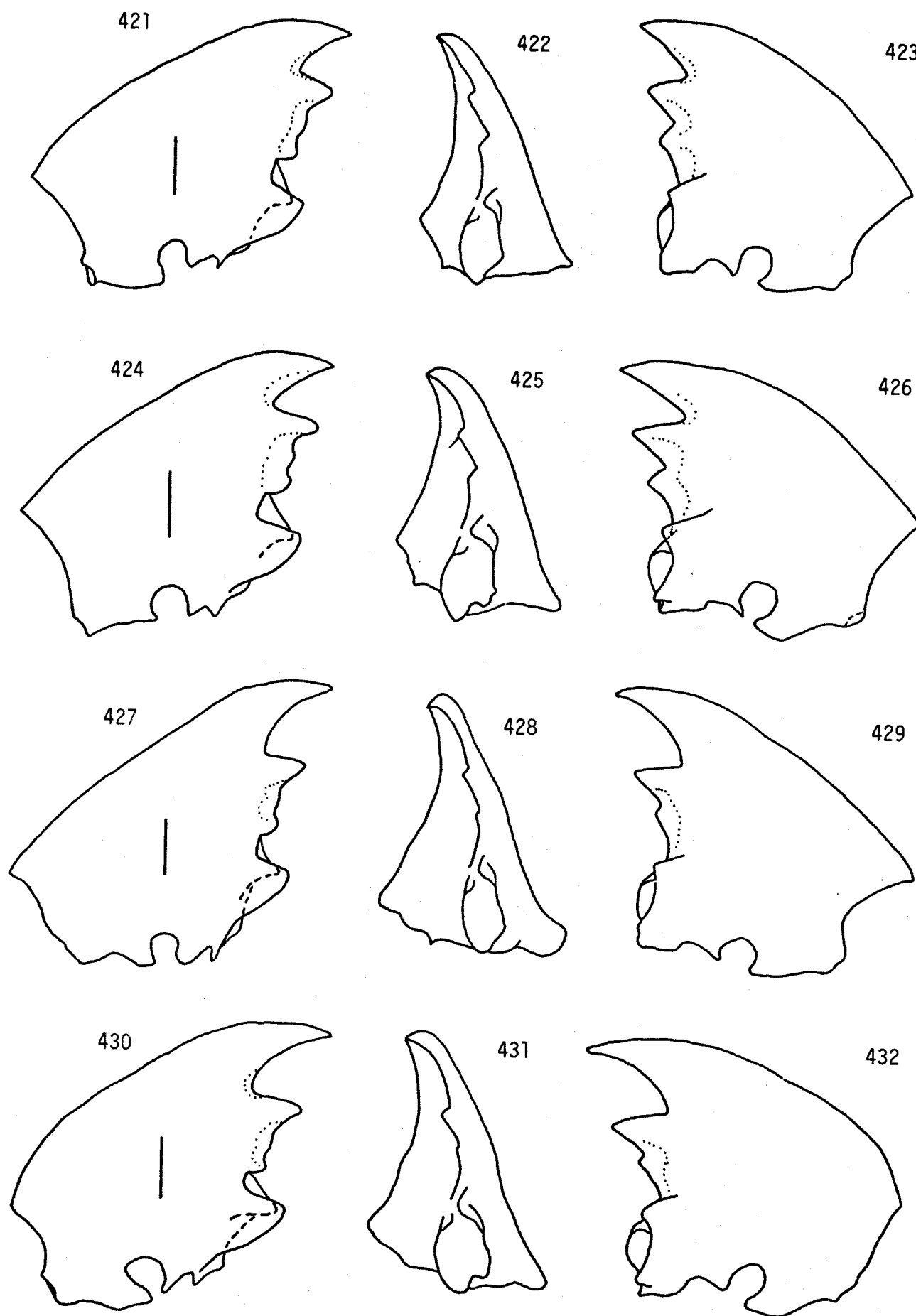
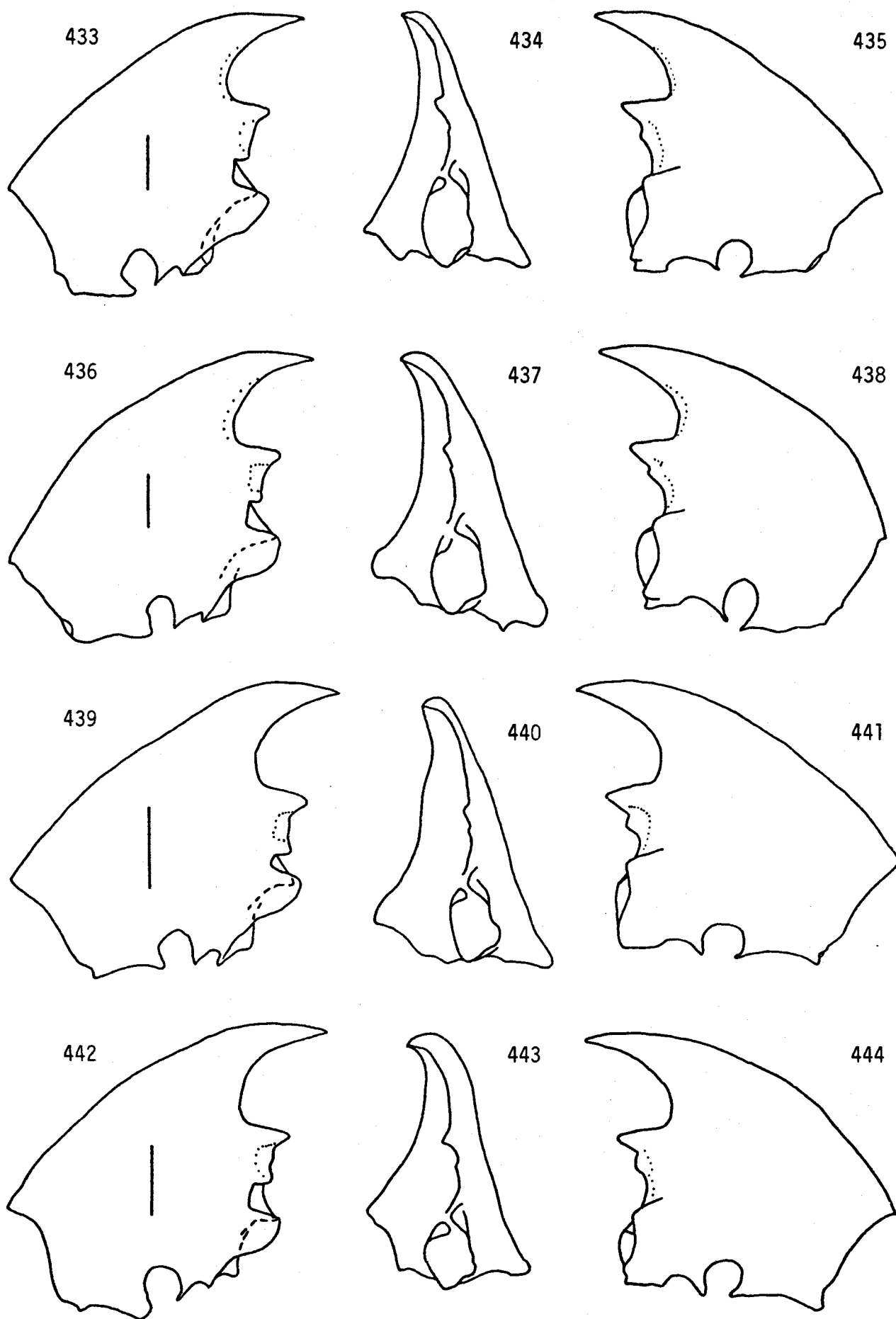
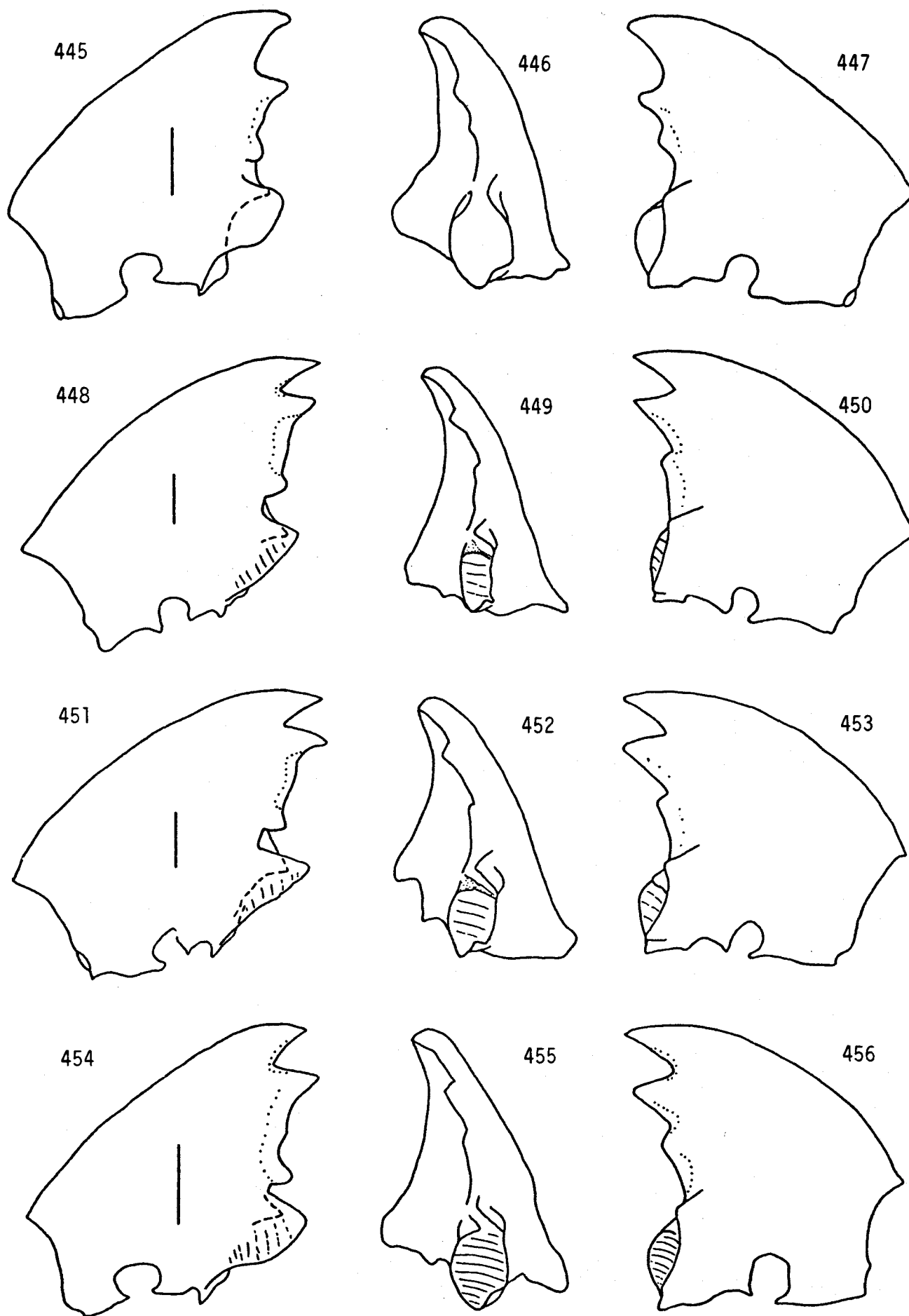
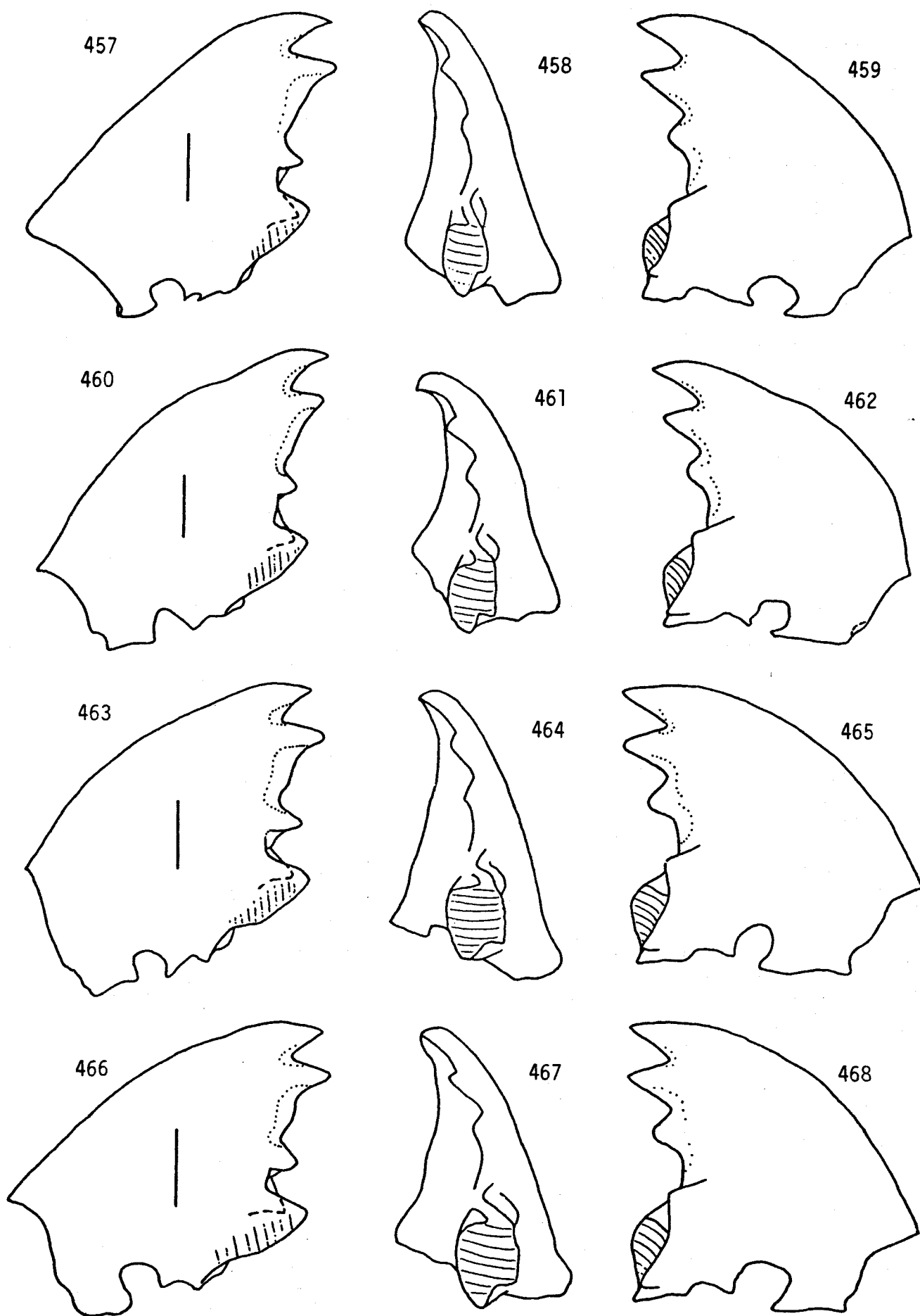
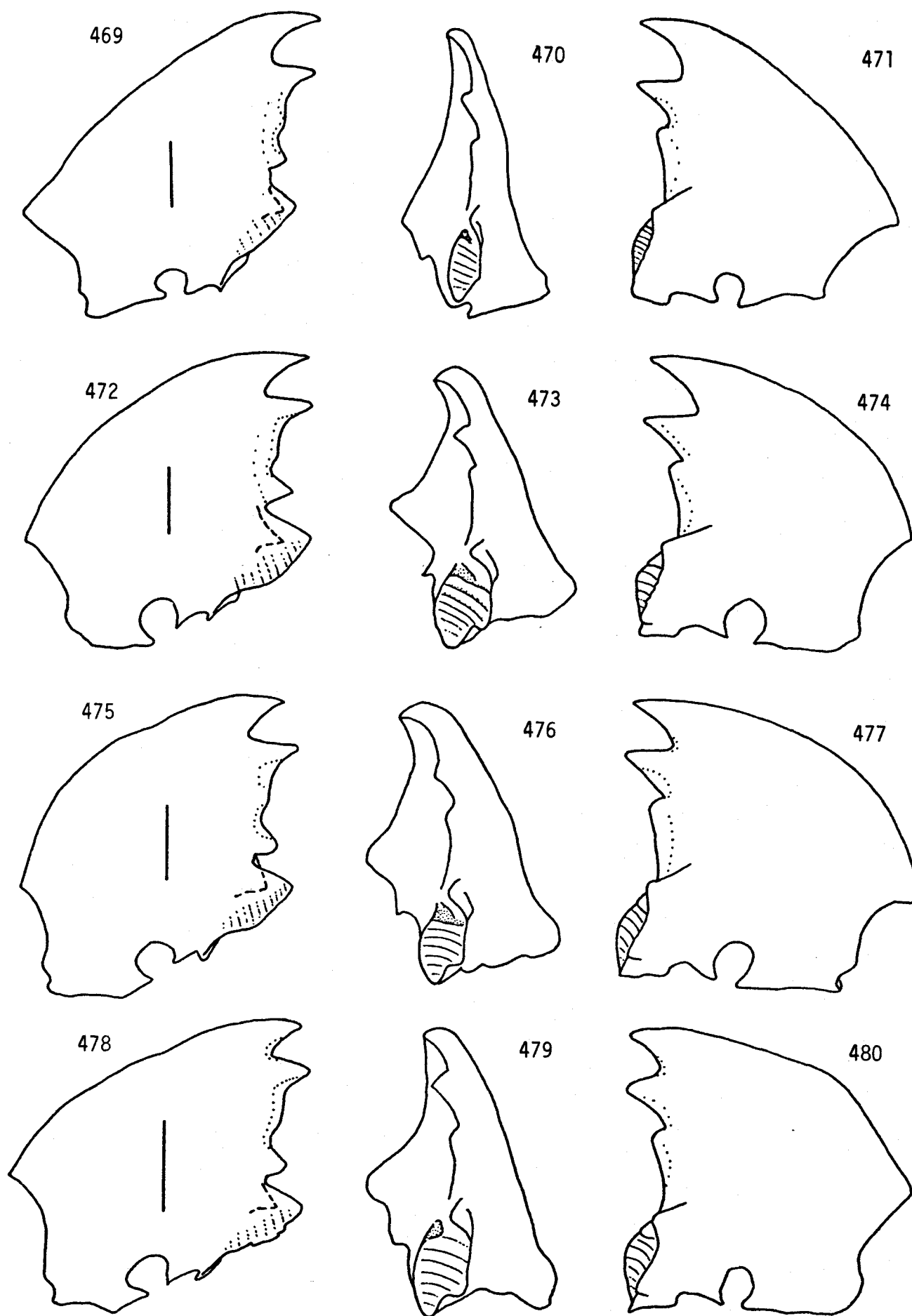
TABELA 8. Índice da mandíbula esquerda das castas do alado e operário dos gêneros com soldados mandibulados de Nasutitermitinae

	ALADO	OPERÁRIO			
		GRANDE	MÉDIO		PEQUENO
			INTERVALO AMPLO	INTERVALO ESTREITO	
Syntermes	0,40	0,29*	0,35	0,26	0,26
Paracornitermes	0,70	0,79	—	—	—
Labiotermes	0,94	1,04	—	—	—
Procornitermes	0,44	0,46	—	—	—
Cornitermes	0,37	0,41	—	—	—
Rhynchotermes	0,43	0,36*	—	—	0,30
Ibitermes	...	0,91	—	—	—
Embiratermes	1,25	1,25	—	—	—
Cyrilliotermes	2,00	2,10	—	—	—
Armitermes	0,87	1,00	—	—	—
Curvitermes	2,19[1]	2,28[2]	—	—	—

(—) inexistente; (...) não disponível para estudo; (*) operário mais freqüente na amostra estudada; 1, C. *projectidens*; 2, C. *odontognathus*.

TABELA 9. Índice da mandíbula esquerda das castas do alado e operário dos gêneros neotropicais nasutos não-geófagos

	ALADO	OPERÁRIO GRANDE		OPERÁRIO PEQUENO
		INTERVALO AMPLO	INTERVALO ESTREITO	
Rotunditermes	0,58	0,53		–
Triangularitermes	....	0,46*		0,47
Coendutermes [1]	....	....	0,47	....
Caetetermes [1]	0,47	0,47	0,53	0,48
Constrictotermes	0,45	0,38	0,33	0,33*
Tenuirostritermes [1]	....	....	0,29	....
Diversitermes	0,43	0,46	0,33*	0,31
Velocitermes	0,37	0,48	0,30*	0,32
Nasutitermes	0,33	0,43		0,39
Cortaritermes	0,43	0,48*		0,38
Parvitermes [1,2]	0,39	....	0,42	0,43
Obtusitermes [3]	....	0,51	0,42*	0,39

(–) inexistente; (...) não disponível para estudo; (*) operário mais freqüente na amostra estudada; 1, poucos espécimes disponíveis para estudo; 2, *P. toussainti*; 3, *O. bacchanalis*.

Mandíbulas de **Syntermes dirus**: alado 304-306; operário grande 307-309; operário médio 310-312 (intervalo amplo) e 313-315 (intervalo estreito). A, dente apical; M1, primeiro dente marginal; M1+2, primeiro + segundo dente marginal; M2, segundo dente marginal; M3, terceiro dente marginal; Dm, dente molar; Prm, proeminência molar; Plm, placa molar; ea, espessamentos apicais; cb, chanfradura basal. Escalas 0,50 mm.

Mandíbulas de **Syntermes dirus**: operário pequeno 316-318. Mandíbulas de **Rhynchotermes nasutissimus**: alado 319-321; operário grande 322-324; operário pequeno 325-327. Escalas 0,50 mm (316-318) e 0,10 mm (319-327).

Mandíbulas de **Cornitermes cumulans**: alado 328-330; operário 331-333. Mandíbulas de **Tenuirostritermes tenuirostris**: operário grande 334-336. Escalas 0,20 mm (328-333) e 0,10 mm (334-336).

Mandíbulas de **Velocitermes heteropterus**: alado 337-339; operário grande 340-342 (intervalo amplo) e 343-345 (intervalo estreito); operário pequeno 346-348. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Diversitermes diversimiles**: alado 349-351; operário grande 352-354 (intervalo amplo) e 355-357 (intervalo estreito; mandíbulas consideravelmente desgastadas); operário pequeno 358-360. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Constrictotermes cyphergaster**: alado 361-363; operário grande 364-366 (intervalo amplo) e 367-369 (intervalo estreito); operário pequeno 370-372. Detalhes da dentição apical do operário são ilustrados, devido à curvatura das mandíbulas. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Nasutitermes corniger**: alado 373-375; operário grande 376-378; operário pequeno 379-381. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Cortaritermes silvestrii**: alado 382-384; operário grande 385-387; operário pequeno 388-390. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Parvitermes toussainti**: alado 391-393; operário grande 394-396; operário pequeno 397-399. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Obtusitermes bacchanalis**: operário grande 400-402 (intervalo amplo) e 403-405 (intervalo estreito); operário pequeno 406-408. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Paracornitermes emersoni**: alado 409-411; operário 412-414. Mandíbulas de **Labiotermes brevilabius**: alado 415-417; operário 418-420. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Armitermes euamignathus**: alado 421-423; operário 424-426. Mandíbulas de **Embiratermes festivellus**: alado 427-429; operário 430-432. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Cyrilliotermes cupim**: alado 433-435; operário 436-438. Mandíbulas de **Curvitermes projectidens**: alado 439-441; **C. odontognathus**: operário 442-444. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Ibitermes curupira**: operário 445-447 (desgastadas). Mandíbulas de **Procornitermes lespesii**: alado 448-450; operário 451-453. Mandíbulas de **Coendutermes tucum**: operário 454-456. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Caetetermes sp. n.**: alado 457-459; operário grande 460-462 (intervalo amplo) e 463-465 (intervalo estreito); operário pequeno 466-468. Escalas 0,10 mm.

Mandíbulas de **Rotunditermes bragantinus**: alado 469-471; operário 472-474. Mandíbulas de **Triangularitermes triangulariceps**: operário grande 475-477; operário pequeno 478-480 (desgastadas). Escalas 0,10 mm.

FILOGENIA DOS GÊNEROS NEOTROPICAIS DE NASUTITERMITINAE

Um gigantesco labirinto, porém não sem um plano

Pope

I. INTRODUÇÃO

Esta é a primeira tentativa de se analisar a filogenia de um grupo de cupins sob a preceituação da escola filogenética de Hennig. Para tal propósito, foram selecionados 58 caracteres (tabelas 10-12), oriundos principalmente das estruturas estudadas neste trabalho (morfologia do soldado e das mandíbulas do alado e operário, e anatomia do tubo digestivo do operário). O número disponível de caracteres não tornou possível definir apomorfias para todas as linhagens do cladograma, principalmente para os gêneros nasutos. O resultado final, entretanto, ilustra bem as tendências gerais na evolução dos 31 gêneros neotropicais da subfamília Nasutitermitinae.

Os resultados da análise cladística estão expressos em três cladogramas, dois para os gêneros com soldados mandibulados (figs. 481-482) e um para os gêneros com soldados nasutos (fig. 483). Os numerais arábicos nos cladogramas correspondem à condição apomórfica dos caracteres (homoplasias entre parênteses), e os numerais romanos aos ramos do cladograma.

II. GRUPO-EXTERNO

A morfologia do soldado e das mandíbulas do alado e operário são bem conhecidas na maioria dos cupins, o que possibilita a determinação da polaridade dos caracteres com relativa facilidade. Entretanto, os estudos disponíveis sobre a anatomia do tubo digestivo são ainda pouco abrangentes e não permitem determinar a extensão da variabilidade intestinal dentro da maioria dos grupos taxonômicos, principalmente entre os não-Termitidae.

O grupo-externo foi escolhido dentre as subfamílias de Termitidae. Os Termitinae foram excluídos pela grande diversidade de padrões intestinais, que ainda não pôde ser adequadamente estimada com os estudos existentes (Noirot & Kovoor, 1958; Kovoor, 1959; Johnson, 1979). Para os Apicotermitinae há alguns bons estudos comparativos da anatomia intestinal (Sands, 1972a; Mathews, 1977; Fontes,1985c, 1986), porém restritos aos gêneros destituídos da casta do soldado. A escolha recaiu sobre a subfamília Macrotermitinae, com padrão intestinal mais ou menos homogêneo (Noirot & Noirot-Timothée, 1969; Kovoor, 1971; Johnson, 1979). Por coincidência, os Macrotermitinae são considerados o grupo mais aparentado aos Nasutitermitinae, nas análises filogenéticas tradicionais (Emerson, 1945; Ahmad, 1950; Sen-Sarma, 1968).

III. ANÁLISE CLADÍSTICA DOS GÊNEROS COM SOLDADOS MANDIBULADOS (figs. 481-482)

O Nasutitermitinae ancestral desenvolveu como apomorfia o nariz, inicialmente representado por uma discreta saliência na fronte do soldado, com a fontanela abrindo-se no ápice (8). O Nasutitermitinae ancestral devia assemelhar-se muito ao gênero atual **Syntermes** (I), que congrega grande número de simplesiomorfias: soldado com nariz diminuto, mandíbulas poderosas e de padrão cortante, pós-mento alongado e pós-clípeo inclinado em 45^{o}; mandíbulas do alado e operário com estrias nas regiões molares; tubo digestivo com segmento misto longo, parcialmente tubular e com lingueta mesentérica constricta na base e interna ao arco intestinal, e primeiro segmento proctodeal grandemente dilatado; casta do operário polimórfica,com presença do "operário com in-

tervalo amplo". O tamanho corpóreo avantajado também deve ser uma plesiomorfia. A alimentação do Nasutitermitinae ancestral devia derivar do corte de matéria vegetal macia, subterrânea ou à superfície do solo, viva ou morta, como gramíneas, raízes, rizomas, tubérculos e folhedo. Esse é o hábito alimentar dos Macrotermitinae (embora a fonte primária de nutrientes sejam fungos, cultivados na matéria vegetal coletada pelos cupins) e de **Syntermes** e alguns gêneros aparentados (**Cornitermes**, **Procornitermes**, **Rhynchotermes**).

Syntermes (I) desenvolveu a condição apomórfica da valva entérica, com luz muito ampla, comunicando largamente a luz do primeiro segmento proctodeal e pança (47). O grupo-irmão de **Syntermes** reúne os demais gêneros da subfamília (II), com nariz mais desenvolvido; o "operário com intervalo amplo" está ausente em todos os demais gêneros com soldados mandibulados (51). A partir deste ponto, os caracteres analisados permitem elaborar dois cursos para a história evolutiva dos gêneros com soldados mandibulados.

A figura 481 exemplifica uma situação em que o desenvolvimento do nariz do soldado ocorre independentemente em duas linhagens distintas no grupo-irmão de **Syntermes** (II): linhagens III e VIII. Concomitantemente, a evolução mandibular processa-se no soldado de ambas as linhagens, porém apenas na linhagem VIII sofre redução até a condição vestigial, originando o soldado nasuto, com nariz longo (12) e mandíbulas vestigiais (1). A linhagem III distingue-se pela condição apomórfica do nariz, de comprimento médio a longo (11). Esta linhagem, que deu origem aos gêneros atuais **Rhynchotermes**, **Cornitermes** e **Procornitermes**, reteve o caráter plesiomórfico da região molar das mandíbulas do alado e operário, com estriação presente (52). **Rhynchotermes** se diferenciou (IV) adquirindo no soldado as sinapomorfias do nariz longo (12), mandíbulas puncionantes (3), pós-mento curto (23) e coxas anteriores com saliência estreita e proeminente, cônica ou cilíndrica (25). As três primeiras condições ocorrem por homoplasia na linhagem VIII. O grupo-irmão de **Rhynchotermes** (V) deu origem aos gêneros **Procornitermes** e **Cornitermes** e é caracterizado pela redução da dentição marginal das mandíbulas do soldado, pouco projetada na margem cortante (4) e pela presença de casta operária monomórfica (50). **Procornitermes** (VI) apresenta a condição apomórfica da inserção da moela, mais distal no mesêntero (28). **Cornitermes** (VII) desenvolveu a apo

morfia da fileira única de cerdas curtas na face interna das tíbias anteriores do soldado e operário (26). A linhagem VIII adquiriu a apomorfia do operário monomórfico (50) e duas apomorfias nas mandíbulas do alado e operário: ausência de estrias nas regiões molares (52) e grande desenvolvimento do dente apical (58). Nesta linhagem, a plesiomorfia do nariz curto (11) é encontrada em **Paracornitermes e Labiotermes** (IX), dois gêneros morfologicamente muito semelhantes e que têm em comum a condição apomórfica do labro do soldado, mais longo que largo (19). **Labiotermes** (X) tem a apomorfia da dentição marginal muito fracamente projetada da margem cortante das mandíbulas do soldado (4). Não foi encontrada uma apomorfia para **Paracornitermes** (XI). O grupo-irmão (XII),que deu origem aos gêneros **Armitermes**, **Curvitermes**, **Ibitermes**, **Embiratermes**, **Cyrilliotermes** e gêneros nasutos, será discutido adiante, pois a partir deste ponto as filogenias propostas nas figuras 481 e 482 se igualam.

A figura 482 foi construída com base no desenvolvimento gradual do nariz do soldado no grupo-irmão de **Syntermes** (II). A monofilia da linhagem III, que deu origem aos gêneros **Paracornitermes** e **Labiotermes**, é definida pelo labro do soldado, mais longo que largo (19), mandíbulas do alado e operário desprovidas de estrias nas regiões molares (52) e com dentes apicais bem desenvolvidos (58), e operário monomórfico (50). As três últimas condições vão surgir mais tarde, por homoplasia, no grupo-irmão (VI), que apresenta a apomorfia do nariz, de comprimento médio a longo (11). A divisão seguinte levou ao aparecimento da linhagem que originou os gêneros **Procornitermes** e **Cornitermes** (VII), com as apomorfias já discutidas anteriormente. No grupo-irmão (X) o nariz alcança pleno desenvolvimento, ultrapassando o pós-clípeo (12). **Rhynchotermes** se diferenciou (XI) por adquirir no soldado as sinapomorfias das mandíbulas puncionantes (3), pós-mento curto (23) e presença de projeção proeminente e estreita, cônica ou cilíndrica, nas coxas anteriores (25).

A linhagem XII (figs. 481-482), que deu origem aos gêneros **Armitermes**, **Curvitermes**, **Ibitermes**, **Embiratermes**, **Cyrilliotermes** e gêneros nasutos, apresenta as seguintes sinapomorfias nos gêneros com soldados mandibulados: lingueta mesentérica do segmento misto originada lateralmente ou dorsalmente no intestino (30) e fracamente constricta na base (34), e mandíbulas do alado e operário com dentes apicais bem desenvolvidos (58) e regiões molares destituídas de estrias (52). A apomorfia da casta

operária monomórfica (50) seria adquirida aqui (fig. 482) ou na dicotomia anterior (fig. 481, linhagem VIII). A dicotomia da linhagem XII baseia-se principalmente em apomorfias do tubo digestivo. A linhagem XIII, que conduz a **Armitermes** e **Curvitermes**, apresenta a condição apomórfica do segmento misto, inteiramente tubular (32) e com lingueta mesentérica localizada dorsalmente no arco intestinal (31), e a apomorfia mandibular do soldado, de padrão puncionante (3). **Armitermes** (XIV) se diferenciou por adquirir a apomorfia do pós-clípeo do soldado, inclinado em mais de 45^{o} (20). **Curvitermes** se distingue pela apomorfia mandibular do soldado, com região molar fortemente desenvolvida (5). O grupo-irmão XVI originou os gêneros **Ibitermes** (XVII), **Embiratermes** e **Cyrilliotermes** (XVIII), e gêneros nasutos (XXI); apresenta como apomorfia a orientação dorsal da extremidade distal do primeiro segmento proctodeal (42). **Ibitermes** (XVII) se diferenciou por adquirir as seguintes sinapomorfias: soldado com mandíbulas desprovidas de dentículos marginais (2) e com pós-clípeo fortemente inflado e arredondado (21); origem dorsal da lingueta mesentérica do segmento misto (31). O ramo que originou os gêneros **Embiratermes** e **Cyrilliotermes** (XVIII) é definido pela apomorfia da lingueta mesentérica curta do segmento misto (35). **Embiratermes** (XIX) distingue-se pela condição apomórfica do pós-clípeo, inclinado em mais de 45^{o} (20), e **Cyrilliotermes** (XX) pelas seguintes sinapomorfias do soldado: mandíbulas com região molar fortemente desenvolvida (5) e lâmina reduzida (6), nariz com ápice alargado como gargalo de garrafa (15), e pós-mento curto, quadrado e levemente transversal (23). Mandíbulas puncionantes (3) estão presentes como apomorfia em **Cyrilliotermes** e em algumas espécies de **Embiratermes**, por homoplasia.

IV. ANÁLISE CLADÍSTICA DOS GÊNEROS COM SOLDADOS NASUTOS (fig. 483)

Os gêneros com soldados nasutos compõem um grupo natural, cuja monofilia é evidenciada pela morfologia e bioquímica do soldado, e anatomia intestinal do operário:

soldado com mandíbulas vestigiais (1), nariz longo com fontanela estreita (9) e compostos diterpenóides na secreção defensiva da glândula frontal (16); tubo digestivo com segmento misto e primeiro segmento proctodeal inteiramente tubulares (32, 41). A apomorfia do caráter 16 será tentativamente considerada aqui, pois a bioquímica da secreção defensiva de **Angularitermes** e **Cyranotermes** é ainda desconhecida; no entanto,em cerca de 90 espécies de Nasutitermitinae analisadas (Prestwich, 1984, tab.1), diterpenos estão presentes no soldado nasuto de cerca de 60 espécies, e ausentes nos soldados mandibulados.

O ancestral dos gêneros com soldados nasutos devia assemelhar-se aos gêneros atuais **Angularitermes** (XXII) e **Cyranotermes** (XXIV): soldados de tamanho moderado (comprimento da cabeça 2-3 mm), movimentos lentos e que besuntam a secreção defensiva da glândula frontal diretamente no oponente, através de seu nariz muito alongado e robusto; tubo digestivo com segmento misto curto, provavelmente com predomínio de tecido mesentérico; operário monomórfico; mandíbulas do alado e operário desprovidas de estrias nas regiões molares. Outras semelhanças do soldado ancestral com o de **Angularitermes** seriam a cabeça alongada (e constricta?), pós-mento discretamente alongado, pós-clípeo inclinado entre 45-60º, antenas com 13-14 artículos, e mandíbulas vestigiais providas de pontas longas. Curiosamente, nas linhagens próximas à transição para o nasuto ancestral encontram-se exemplos de pós-clípeo claramente aberrante no soldado (**Ibitermes**, **Angularitermes**) ou pelo menos com diminutas nodosidades (**Embiratermes festivellus**, Fontes, 1985b:17). A julgar pelo hábito de alimentação e nidificação das linhagens mais próximas, o nasuto ancestral devia ingerir alimento macio (matéria vegetal bem decomposta, obtida por consumo direto ou em mistura com solo, ou diretamente solo) e viver em ninhos subterrâneos ou protegidos nas entranhas dos cupinzeiros epígeos maiores (como os construídos por espécies atuais de **Cornitermes** e **Armitermes**).

A primeira divisão do cladograma leva à linhagem que origina o gênero atual **Angularitermes** (XXII), com as sinapomorfias do soldado, com cabeça fortemente constricta (17) e pós-clípeo provido de nodosidades salientes na superfície (22), e do tubo digestivo, com primeiro segmento proctodeal terminando no dorso do abdome (43) e parte anterior da pança menos volumosa que a parte posterior (48). O grupo-irmão

(XXIII) distingue-se pela apomorfia do pós-mento curto do soldado (23). A bifurcação seguinte baseia-se principalmente em apomorfias mandibulares do alado e operário. Na linhagem que originou **Cyranotermes** (XXIV) desapareceu o segundo dente marginal da mandíbula direita (57), enquanto no grupo-irmão (XXV) surgem estrias nas regiões molares (53). Além disso, na linhagem XXV o soldado desenvolve a apomorfia do nariz, mais curto que a cápsula cefálica (13). Outra possível apomorfia da linhagem XXV seria o re-aparecimento do polimorfismo na casta do operário, representado não apenas por dimorfismo, mas também pela presença do "operário com intervalo amplo" na maioria dos gêneros; o polimorfismo do operário, que secundariamente sofreria regressão total (**Rotunditermes**, com operário monomórfico) ou parcial (desaparecimento do "operário com intervalo amplo" em **Triangularitermes**, **Nasutitermes** e **Cortaritermes**), ainda não pôde, entretanto, ser adequadamente estudado em todos os gêneros. A partir deste ponto o arranjo filogenético torna-se obscuro: há quatro linhagens presumivelmente monofiléticas (XXVI, XXVII, XXXVII e XXXVIII), cujo parentesco entre si não pode ser estimado.A monofilia da linhagem XXVI é indicada pelo desaparecimento do segmento misto, mediante regressão total de sua lingueta mesentérica (29), e desaparecimento da ponta das mandíbulas do soldado (7). Essa linhagem, que deu origem aos gêneros atuais **Agnathotermes**, **Atlantitermes**, **Coatitermes**, **Araujotermes**, **Subulitermes** e **Convexitermes**, compõe um grupo homogêneo de cupins pequenos e delicadamente esclerotisados, que se alimentam de solo (plesiomorfia?); a casta do operário, durante muito tempo considerada monomórfica, mostra dimorfismo de natureza estritamente mandibular (Fontes, 1981a, 1982b, 1983a, operários com "intervalo amplo" e "intervalo estreito"), e o alado e operário apresentam estriação meramente vestigial nas regiões molares mandibulares.As linhagens XXVII, XXXVII e XXXVIII excluem o solo como alimento (apomorfia?). A linhagem XXXVII, que origina o gênero atual **Rotunditermes**, permanece sem apomorfia conhecida. Nas linhagens XXVII e XXXVIII parece que os nasutos gradualmente abandonaram o ambiente mais ou menos homogêneo do solo e madeira podre, para caminhar em grandes vias de radiação ecológica. Nestas duas linhagens houve simultaneamente o desenvolvimento dos padrões mandibulares cortante e triturante no operário (54, 56), com diversificação na alimentação (madeira dura, folhedo), nidificação (conquista do ambiente arbó-

reo), e a aquisição de novas aptidões comportamentais (aumento da velocidade de deslocamento, forrageamento em campo aberto). A linhagem XXVII desenvolveu a apomorfia do soldado com constricção cefálica pronunciada (17). O parentesco entre as três divisões desta linhagem é incerto. **Coendutermes** (XXVIII) adquiriu a apomorfia das cerdas glandulares na cabeça do soldado (24), e **Caetetermes** (XXIX) as sinapomorfias do soldado com mandíbulas sem ponta (7) e nariz cilíndrico (14). A monofilia de **Tenuirostritermes, Constrictotermes, Velocitermes** e **Diversitermes** (XXX) é definida pelo padrão mandibular cortante do operário (54, 56). **Tenuirostritermes** e **Constrictotermes** (XXXI) possuem em comum a apomorfia do segmento misto, constituído igualmente por tecido mesentérico e tecido proctodeal (33). **Tenuirostritermes** (XXXII) adquiriu as sinapomorfias da presença de divertículo na parte posterior da pança (49) e do soldado com mandíbulas sem ponta (7) e nariz cilíndrico (14), e **Constrictotermes** a apomorfia mandibular do operário, com placa molar aproximadamente tão longa quanto a metade do comprimento mandibular (55). O ramo que originou **Velocitermes** e **Diversitermes** (XXXIV) desenvolveu as sinapomorfias do alongamento do primeiro segmento proctodeal, o qual termina dorsalmente no abdome (43), e soldado trimórfico (27) com nariz cilíndrico (14). **Velocitermes** (XXXV) não tem apomorfia conhecida, e **Diversitermes** (XXXVI) desenvolveu a apomorfia da perda da constricção cefálica no soldado grande (18).A linhagem XXXVIII dá origem aos gêneros atuais **Triangularitermes, Nasutitermes, Obtusitermes, Cortaritermes** e **Parvitermes**. Esta linhagem vai mostrar uma seqüência de alongamento progressivo do segmento misto e primeiro segmento proctodeal, e de estreitamento da lingueta mesentérica do segmento misto. Sua monofilia é definida pelas sinapomorfias seguintes: segmento misto sem predomínio de tecido mesentérico (33), e com lingueta mesentérica constricta proximalmente (36) e três ou mais vezes mais comprida que o diâmetro do segmento misto (39); terminação dorsal do primeiro segmento proctodeal (43). Não foi encontrada uma apomorfia para a linhagem que origina **Triangularitermes** (XXXIX). As sinapomorfias do segmento misto com lingueta mesentérica fortemente constricta (37) e muito longa (40), do primeiro segmento proctodeal longo, terminando na metade direita do dorso (44), e do padrão mandibular cortante do operário (54, 56) indicam que **Nasutitermes, Cortaritermes, Parvitermes** e **Obtusitermes** constituem um grupo natural (XL).

Entretanto, o parentesco entre esses gêneros permanece obscuro. A linhagem XLI originou **Obtusitermes** e é evidenciada pela apomorfia do primeiro segmento proctodeal, cuja extremidade terminal é muito anteriorizada no corpo (45). A linhagem XLII é monofilética pela condição apomórfica do primeiro segmento proctodeal, que atinge o máximo de alongamento e descreve uma circunferência ou alça na metade direita do corpo (46). Esta linhagem dá origem aos gêneros **Cortaritermes** (XLIII), sem apomorfia conhecida, e **Parvitermes** (XLIV), com a apomorfia do segmento misto, cuja lingueta mostra a máxima constricção encontrada nos gêneros nasutos (38). A linhagem XLV origina o gênero **Nasutitermes** e não tem apomorfia conhecida.

V. CONCLUSÃO

As filogenias mais antigas dos gêneros de Nasutitermitinae ilustram uma seqüência de alongamento progressivo do nariz do soldado, e admitem a origem do soldado nasuto a partir de um ancestral mandibulado (Holmgren, 1912; Hare, 1937). Emerson (1949: 727) propôs que, a partir de um ancestral semelhante ao gênero atual **Syntermes**, desenvolvem-se as linhagens "**Procornitermes**" e "**Paracornitermes**", cuja distinção baseia-se exclusivamente na morfologia da dentição das mandíbulas do alado ou operário, assunto que foi circunstanciado na extensa revisão da morfologia mandibular de Ahmad (1950). As duas linhagens incluem gêneros com soldados mandibulados e soldados nasutos, arranjados filogeneticamente segundo o alongamento progressivo do nariz do soldado, de modo que a origem dos gêneros nasutos é difilética. Outros autores, em estudos posteriores sobre a morfologia das mandíbulas do soldado (Sands, 1957), taxonomia dos Nasutitermitinae da Região Etiópica (Sands, 1965), anatomia do tubo digestivo do operário (Kovoor, 1969) e filogenia dos gêneros da subfamília (Weidner, 1966; Sen-Sarma, 1968; Krishna, 1970), apoiaram o esquema difilético (fig. 484).

Argumentos contrários à origem difilética dos gêneros com soldados nasutos foram apresentados por Prestwich & Collins (1981) e Prestwich (1983). Esses autores constataram a presença de diterpenos similares na secreção defensiva de soldados nasutos das duas supostas linhagens evolutivas, e a ausência dessas substâncias em solda-

dos mandibulados, e propuseram que os gêneros com soldados nasutos constituem um grupo monofilético (fig. 485). Miller (1986) reuniu algumas evidências adicionais da morfologia das mandíbulas do alado ou operário, adaptações defensivas do soldado, anatomia do tubo digestivo do operário, e filogenia de Staphylinidae (Coleoptera) simbiontes, em favor do monofiletismo dos gêneros nasutos (fig. 486).

O presente estudo dos 31 gêneros neotropicais de Nasutitermitinae conclui pelo monofiletismo dos gêneros com soldados nasutos, com número razoável de evidências a favor. Em tempo, vale a pena notar a semelhança entre as figuras 481 e 484, respectivamente de filogenias propostas aqui e pela escola de Emerson: as duas construções fundamentam-se em dados diferentes, mas resultaram idênticas para os gêneros com soldados mandibulados.

TABELA 10. Estados plesiomórfico (0) e apomórfico (1) dos caracteres do soldado dos gêneros neotropicais de Nasutitermitinae

1. Mandíbulas
   0. bem desenvolvidas
   1. vestigiais

2. Mandíbulas bem desenvolvidas
   0. dentição marginal presente (mesmo vestigial)
   1. dentição marginal ausente

3. Mandíbulas bem desenvolvidas
   0. padrão cortante
   1. padrão puncionante

4. Mandíbulas cortantes com dentição marginal
   0. proeminente
   1. pouco proeminente, projetando-se fracamente da margem cortante

5. Mandíbulas puncionantes com região molar
   0. normalmente desenvolvida
   1. fortemente desenvolvida

6. Mandíbulas puncionantes com lâmina
   0. desenvolvida
   1. reduzida

7. Mandíbulas vestigiais com ponta (tabelas 2-3)
   0. presente (Vp a Vp=)
   1. ausente (V)

8. Fontanela
   0. não associada ao ápice de saliência frontal
   1. no ápice de saliência frontal (nariz)

9. Fontanela no ápice do nariz
   0. ampla
   1. estreita

10. Nariz
    0. mera saliência na fronte
    1. mais desenvolvido

11. Nariz
    0. curto (anterior ao pós-clípeo)
    1. não-curto

12. Nariz
    0. médio (ao nível do pós-clípeo)
    1. longo (ultrapassa o pós-clípeo)

13. Nariz do soldado nasuto
    0. tão ou mais longo que a cápsula cefálica
    1. mais curto que a cápsula cefálica

14. Nariz do soldado nasuto
    0. cônico
    1. perfeitamente cilíndrico

15. Nariz com ápice
    0. gradualmente estreitado
    1. alargado como gargalo de garrafa

16. Diterpenos na secreção da glândula frontal
    0. ausentes
    1. presentes

17. Cabeça do soldado nasuto
    0. não ou fracamente constricta
    1. fortemente constricta

18. Cabeça do soldado nasuto grande (casta trimórfica)
    0. cabeça constricta
    1. cabeça não-constricta

19. Labro
    0. no máximo tão longo quanto largo
    1. mais longo que largo

20. Pós-clípeo dos soldados mandibulados
    0. inclinação $\leq 45^{\circ}$
    1. inclinação $>45^{\circ}$

21. Pós-clípeo dos soldados mandibulados
    0. pouco ou não-saliente
    1. fortemente inflado e arredondado

22. Pós-clípeo
    0. superfície lisa, homogênea
    1. superfície com nodosidades salientes

23. Pós-mento
    0. comprimento/largura >1
    1. comprimento/largura ≤ 1

24. Cerdas da cabeça
    0. finas e não-tubulares
    1. grossas e tubulares

25. Coxas anteriores
    0. sem saliência ou com saliência larga e discretamente proeminente
    1. com saliência estreita e muito proeminente, cônica ou cilíndrica

26. Cerdas na face interna da tíbia anterior
    0. fileira dupla, cerdas tão longas quanto os esporões apicais
    1. fileira única, cerdas mais curtas que os esporões apicais

27. Casta do soldado
    0. monomórfica ou dimórfica
    1. trimórfica

TABELA 11. Estados plesiomórfico (0) e apomórfico (1) dos caracteres do tubo digestivo do operário dos gêneros neotropicais de Nasutitermitinae

28. Inserção da moela no mesêntero
    0. apical ou subapical
    1. pelo menos 1 diâmetro do mesêntero afastada do ápice

29. Segmento misto
    0. presente
    1. ausente

30. Lingueta mesentérica maior do segmento misto originada
    0. na face ventral do intestino _in situ_
    1. na face lateral ou dorsal do intestino _in situ_

31. Lingueta mesentérica do segmento misto dos gêneros com soldados mandibulados originada
    0. na face lateral do intestino _in situ_
    1. na face dorsal do intestino _in situ_

32. Segmento misto
    0. parcialmente dilatado
    1. inteiramente tubular

33. Segmento misto dos gêneros com soldados nasutos
    0. com predomínio de tecido mesentérico
    1. sem predomínio de tecido mesentérico

34. Lingueta mesentérica do segmento misto dos gêneros com soldados mandibulados
    0. fortemente constricta na base
    1. fracamente constricta na base

35. Lingueta mesentérica do segmento misto dos gêneros com soldados mandibulados
    0. longa (4 ou mais vezes mais longa que o diâmetro da parte tubular do segmento misto)
    1. curta

36. Lingueta mesentérica do segmento misto dos gêneros com soldados nasutos
    0. não-constricta proximalmente
    1. constricta proximalmente

37. Lingueta mesentérica do segmento misto dos gêneros com soldados nasutos com constricção
    0. fraca
    1. forte a muito forte

38. Lingueta mesentérica do segmento misto dos gêneros com soldados nasutos com constricção
    0. forte
    1. muito forte (formando pedúnculo)

39. Lingueta mesentérica do segmento misto dos gêneros com soldados nasutos com comprimento igual a
    0. no máximo 2 vezes o diâmetro do segmento misto
    1. 3 ou mais vezes o diâmetro do segmento misto

40. Lingueta mesentérica do segmento misto dos gêneros com soldados nasutos com comprimento igual a
    0. 3 vezes o diâmetro do semento misto
    1. 5 ou mais vezes o diâmetro do segmento misto

41. Primeiro segmento proctodeal
    0. dilatado
    1. tubular

42. Extremidade distal do primeiro segmento proctodeal orientada
    0. ventralmente
    1. dorsalmente

43. Extremidade do primeiro segmento proctodeal
    0. ventro-lateral a dorso-lateral esquerda
    1. dorsal

44. Extremidade do primeiro segmento proctodeal (quando dorsal)
    0. na metade esquerda do corpo
    1. na metade direita do corpo

45. Extremidade do primeiro segmento proctodeal (quando dorsal na metade direita do corpo)
    0. posteriorizada no corpo
    1. anteriorizada no corpo

46. Configuração da porção terminal do primeiro segmento proctodeal (quando dorsal e posterior na metade direita do corpo)
    0. em arco
    1. em circunferência ou alça

47. Valva entérica com luz
    0. estreita
    1. muito ampla

48. Parte anterior da pança
    0. mais volumosa que a parte posterior
    1. menos volumosa que a parte posterior

49. Divertículo na parte posterior da pança
    0. ausente
    1. presente

TABELA 12. Estados plesiomórfico (0) e apomórfico (1) dos caracteres do alado e operário (excluído o tubo digestivo) dos gêneros neotropicais de Nasutitermitinae

50. Casta do operário dos gêneros com soldados mandibulados
   0. polimórfica
   1. monomórfica

51. "Operário com intervalo amplo" nos gêneros com soldados mandibulados
   0. presente
   1. ausente

52. Mandíbulas dos gêneros com soldados mandibulados
   0. regiões molares com estrias
   1. regiões molares sem estrias

53. Mandíbulas dos gêneros com soldados nasutos
   0. regiões molares sem estrias
   1. regiões molares com estrias

54. Mandíbulas dos gêneros com soldados nasutos
   0. regiões molares com estrias fracas
   1. regiões molares com estrias fortes

55. Mandíbulas de padrão cortante, comprimento da placa molar/comprimento da mandíbula
   0. aproximadamente 1/3
   1. aproximadamente 1/2

56. Mandíbulas dos gêneros com soldados nasutos com margem cortante
   0. estreita
   1. larga (mandíbulas cortantes e triturantes)

57. Mandíbula direita com segundo dente marginal
   0. presente
   1. ausente

58. Mandíbulas do alado dos gêneros com soldados mandibulados
   0. índice da mandíbula esquerda $\leq 0,50$
   1. índice da mandíbula esquerda $\geq 0,60$

TABELA 13. Distribuição nos gêneros neotropicais de Nasutitermitinae e nos Macrotermitinae dos caracteres listados nas Tabelas 10-12. Estados plesiomórfico (0), apomórfico (1), não comparável (–), desconhecido (?).

	MACROTERMITINAE	*Syntermes*	*Paracornitermes*	*Labiotermes*	*Procornitermes*	*Cornitermes*	*Rhynchotermes*	*Ibitermes*	*Embiratermes*	*Cyrilliotermes*	*Armitermes*	*Curvitermes*	NASUTOS
1.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	–
3.	0	0	0	0	0	0	1	0	0/1	1	1	1	–
4.	0/1	0	0	1	1	1	–	–	–/0/1	–	–	–	–
5.	–	–	–	–	–	–	–	–	– /0	1	– /0	1	–
6.	–	–	–	–	–	–	0	–	0	1	0	0	–
8.	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
9.	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
10.	–	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
11.	–	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12.	–	–	–	–	0	0	1	1	1	1	1	1	1
15.	–	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
16.	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
19.	0/1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	–
21.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	–
23.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0/1
25.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
26.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
28.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
30.	–	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
31.	–	–	–	–	–	–	0	1	0	0	1	1	–
32.	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
34.	–	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	–
35.	–	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	–
41.	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
42.	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1
47.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50.	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	–
51.	?/0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	–
52.	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	–
58.	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	–

TABELA 14. Distribuição nos 20 gêneros com soldados nasutos da Região Neotropical dos caracteres listados nas Tabelas 10-12. Estados plesiomórfico (0), apomórfico (1), não comparável (—), desconhecido (?).

	Angularitermes	*Cyranotermes*	*Agnathotermes*	*Atlantitermes*	*Coatitermes*	*Araujotermes*	*Subulitermes*	*Convexitermes*	*Coendutermes*	*Caetetermes*	*Tenuirostritermes*	*Constrictotermes*	*Velocitermes*	*Diversitermes*	*Rotunditermes*	*Triangularitermes*	*Nasutitermes*	*Cortaritermes*	*Parvitermes*	*Obtusitermes*
1.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
7.	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
13.	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
14.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
16.*	?	?	?	1	?	1	1	?	?	?	1	1	1	?	?	?	1	1	?	?
17.	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
18.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	1	—	—	—	—	—	—
22.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23.	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
24.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
29.	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
33.	0	0	—	—	—	—	—	—	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1
36.	0	0	—	—	—	—	—	—	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
37.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	1	1	1	1
38.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	1	0
39.	0	0	—	—	—	—	—	—	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
40.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	1	1	1	1
41.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
43.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1
44.	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	—	0	1	1	1	1
45.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0	1
46.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	1	1	—
48.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53.	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
54.	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
55.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	1	0	0	—	—	—	—	—	—
56.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
57.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

* Dados de Mill (1982) e Prestwich (1984)

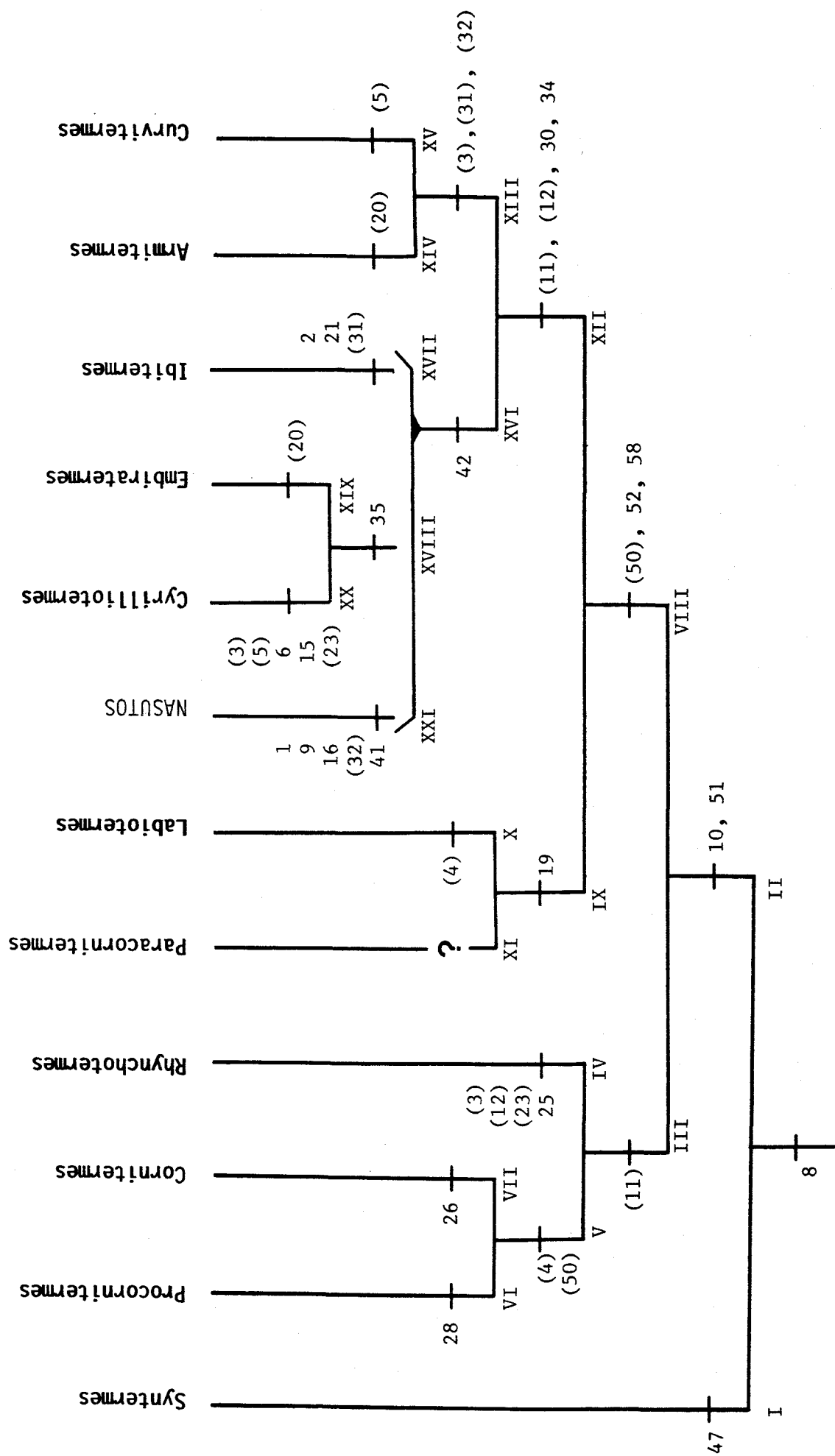



Figura 481. Filogenia dos gêneros com soldados mandibulados de Nasutitermitinae.

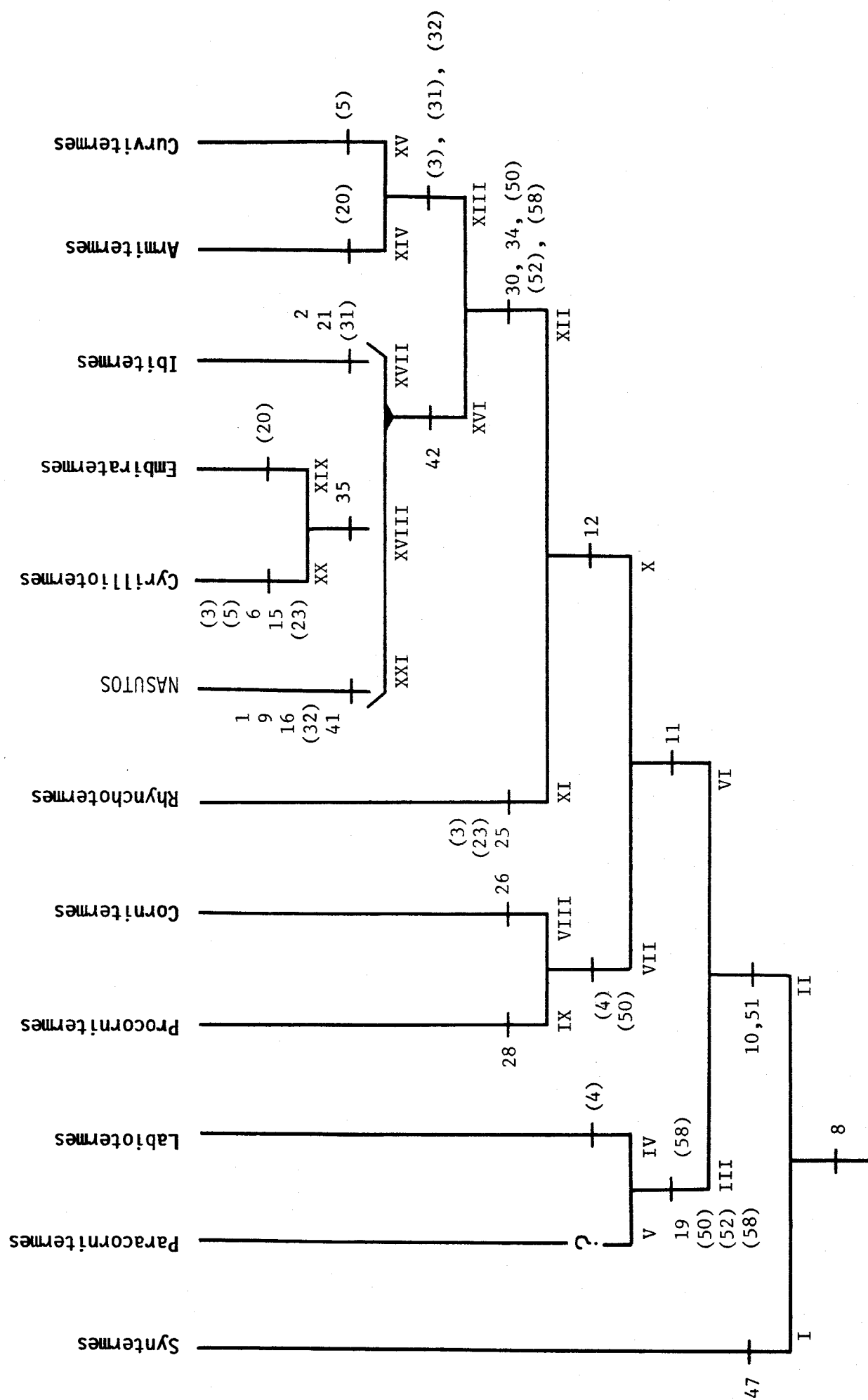



Figura 482. Filogenia dos gêneros com soldados mandibulados de Nasutitermitinae.

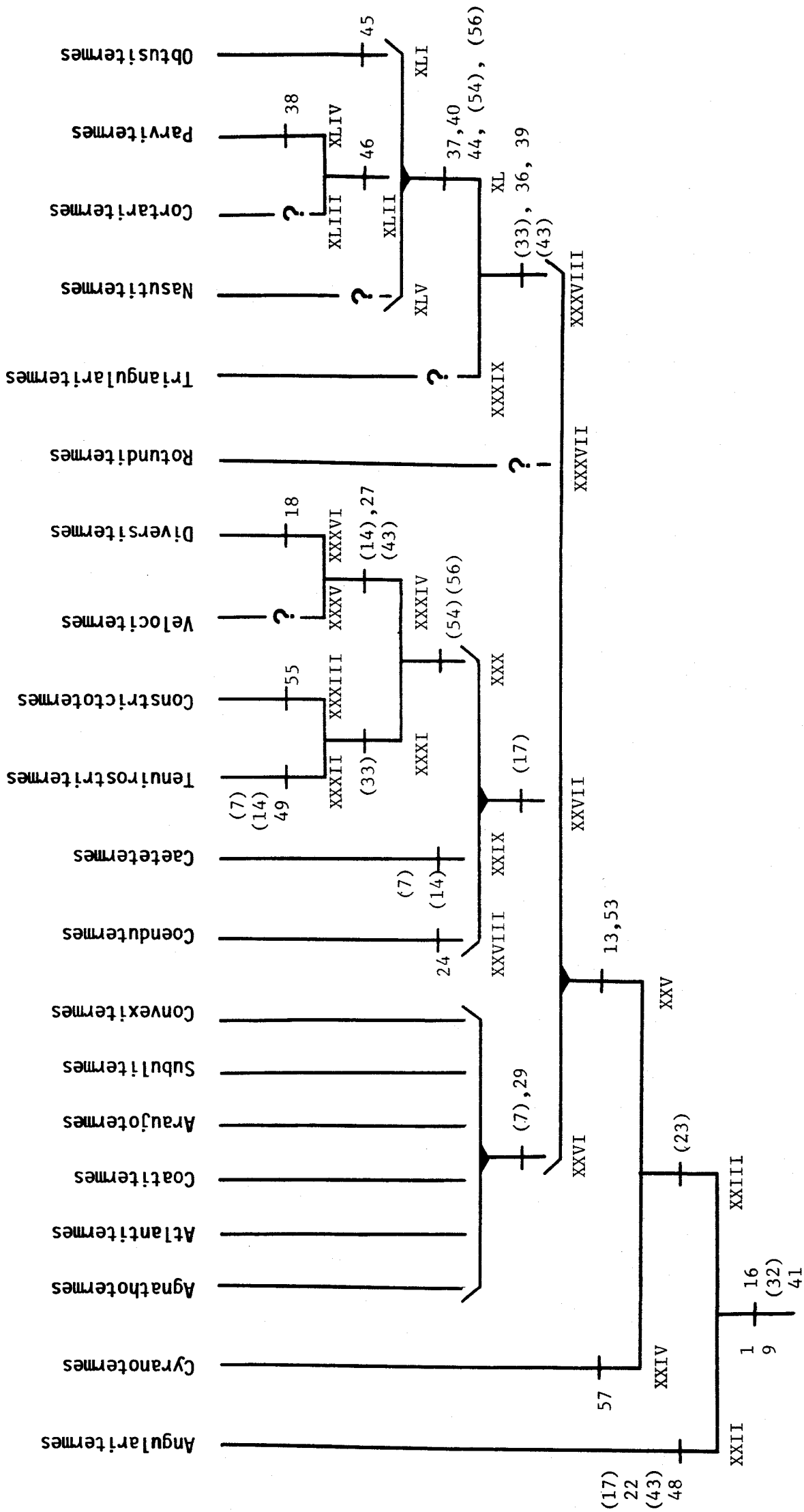



Figura 483. Filogenia dos gêneros Neotropicais com soldados nasutos.

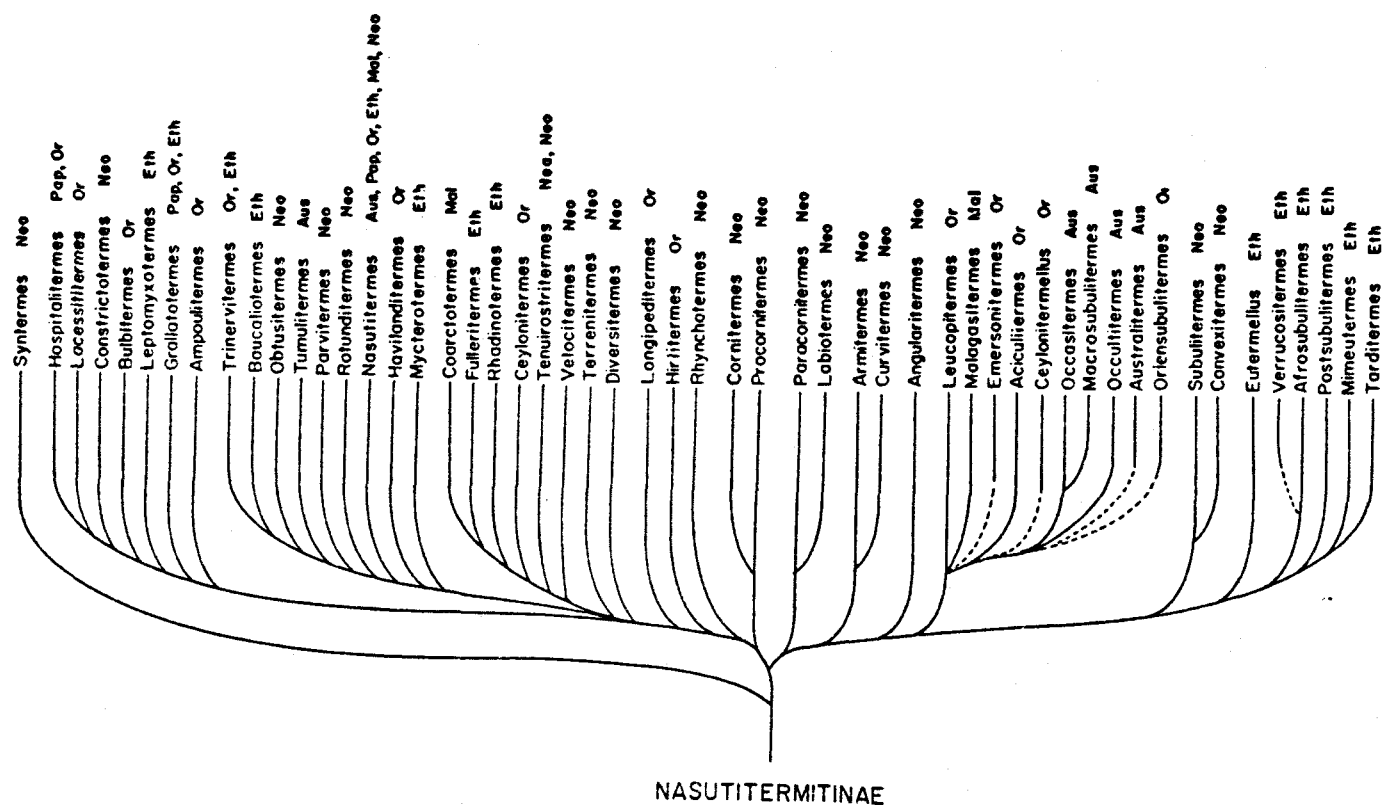



Figura 484. Filogenia dos gêneros de Nasutitermitinae (Krishna, 1970)

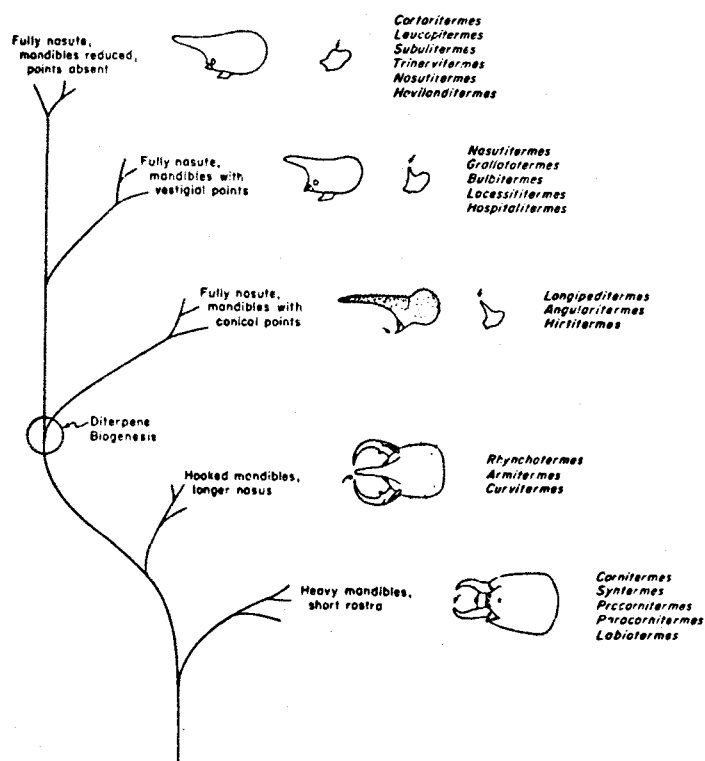



Figura 485. Filogenia dos gêneros de Nasutitermitinae (Prestwich, 1983)

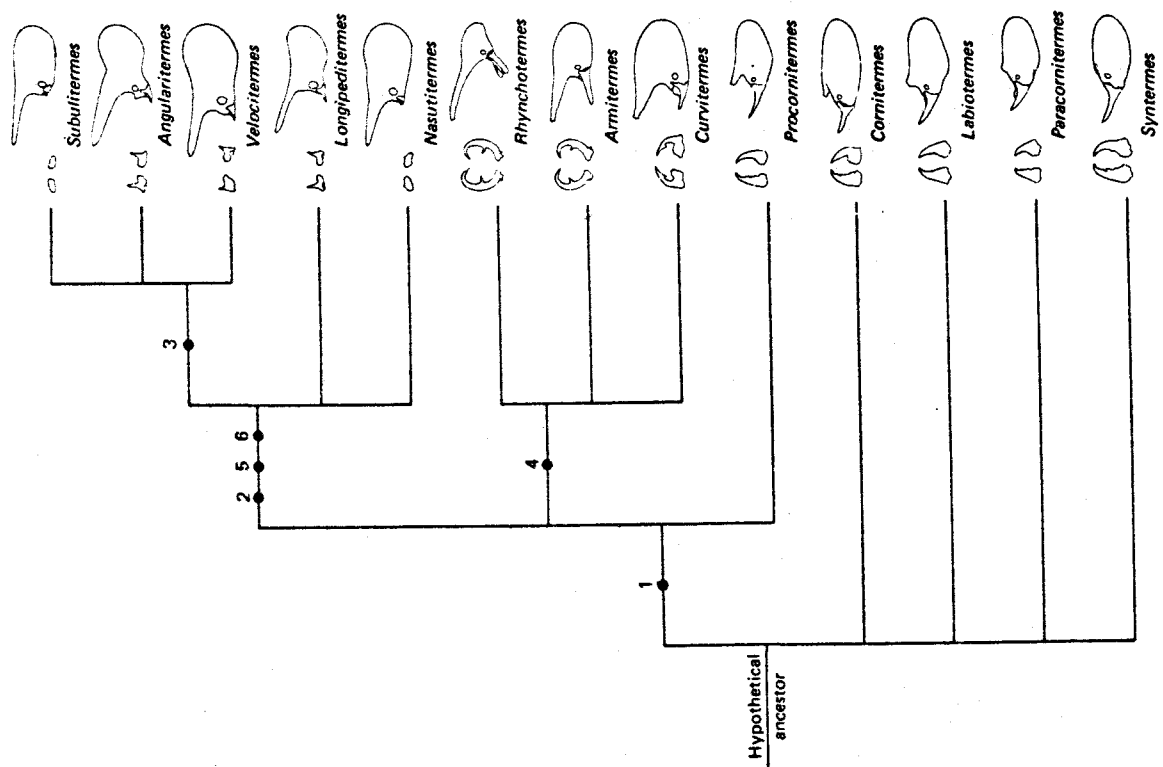



Figura 486. Filogenia dos gêneros de Nasutitermitinae (Miller, 1986)

BIBLIOGRAFIA

Ahmad, M., 1950. The phylogeny of termite genera based on imago-worker mandibles. Bull. Am. Mus. nat. Hist. 95:41-86.

Ahmad, M., 1968. Termites of Malaysia.I. Nasute genera related to **Subulitermes** (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Bull. Dept. Zool. Punjab (NS), nº 3, 34 pp.

Araujo, R.L., 1970. Termites of the Neotropical Region, pp. 527-576 in Krishna, K. & Weesner, F.M. (eds), Biology of Termites, vol. 2, Academic Press, 643 pp.

Araujo, R.L., 1977. Catálogo dos Isoptera do Novo Mundo. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 92 pp.

Bandeira, A.G. & Fontes, L.R., 1979. **Nasutitermes acangussu**, a new species of termite from Brazil (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Revta. bras. Ent. 23(3):119-122.

Bignell, D.E., Oskarsson, H., Anderson, J.M., Ineson, P. & Wood, T.G., 1983. Structure, microbial associations and function of the so-called "mixed-segment" of the gut in two soil-feeding termites, **Procubitermes aburiensis** and **Cubitermes severus** (Termitidae, Termitinae). J. Zool. Lond. 201:445-480.

Cancello, E.M., 1982. Revisão do gênero **Procornitermes** (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, 151 pp.

Cancello, E.M., 1986. Revisão de **Procornitermes** Emerson (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Papéis Avulsos Zool., São Paulo, 36(19):189-236.

Canter, H.M., 1968. Uma nova espécie de **Armitermes** Wasmann, 1897 (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Papéis Avulsos Zool., São Paulo, 21(24):243-245.

Coaton, W.G.H., 1971. Five new genera from South West Africa (Isoptera, Termitidae). Cimbebasia, ser.A, 2(1):1-33.

Coles, H., 1980. Defensive strategies in the ecology of Neotropical termites. PhD Thesis, University of Southampton, England, 243 pp.

Coles de Negret, H. & Redford, K., 1982. The biology of nine termite species (Isoptera, Termitidae) from the cerrado of Central Brazil. Psyche 89(1-2):81-106.

Deligne, J., 1966. Caractères adaptatifs au régime alimentaire dans la mandibule des termites (Insectes, Isoptères). Compt. Rend. Acad. Sci.Paris 263:1323-1325.

Deligne, J., 1973. Observation au microscope eletronique a balayage d'un nouveau systeme glandulaire cephalique chez les termites. Proc. VII Congr. IUSSI, London, pp. 85-87.

Deligne, J., 1983. Description, développement et affinités de **Verrucositermes hirtus** sp.n. Fonction glandulaire des tubercules du soldat (Isoptères, Nasutitermitinae). Rev. Zool. Afr. 97(3):533-548.

Deligne, J., Quennedey, A. & Blum, M.S., 1981. The enemies and defense mechanisms of termites, pp 1-76 in Hermann, H.R. (ed), Social Insects, vol. 2, Academic Press.

Domingos, D.J., 1983. Preferência alimentar de **Armitermes euamignathus** (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) em cinco formações vegetais do cerrado. Rev. Brasil. Biol. 43(4):339-344.

Emerson, A.E., 1925. The termites of Kartabo, Bartica District, British Guiana. Zoologia, N. York, 6(4):291-459.

Emerson, A.E., 1933. A revision of the genera of fossil and recent Termopsinae (Isoptera). Univ. Calif. Publ. Entom. 6(6):165-196.

Emerson, A.E., 1945. The Neotropical genus **Syntermes** (Isoptera, Termitidae). Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 83(7):427-472.

Emerson, A.E., 1949. Evolution of interspecies integration and the ecosystem, pp.695-729 in Alle, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P., 1949. Principles of Animal Ecology, W.B. Saunders, 837. pp.

Emerson, A.E., 1952. The Neotropical genera **Procornitermes** and **Cornitermes** (Isoptera, Termitidae). Bull. Am. Mus. nat. Hist. 99(8):479-539.

Emerson, A.E., 1960. New genera of termites related to **Subulitermes** from the Oriental, Malagasy and Australian Regions (Isoptera, Termitidae, Nautitermitinae). Amer. Mus. Novit., nº 1986, 28 pp.

Fontes, L.R., 1979. **Atlantitermes**, novo gênero de cupim, com duas novas espécies do Brasil (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Revta. bras. Ent. 23(4):219-227.

Fontes, L.R., 1981a. Cupins nasutos (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) neotropicais geófagos: morfologia das mandíbulas do alado e do operário e anatomia do tubo digestivo do operário. Tese de Mestrado, Universidade de São Paulo, 83 pp.

Fontes, L.R., 1981b. **Caetetermes taquarussu**, a new genus and species of Ecuadorian nasute (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Revta. bras. Ent., 25(2):135-140.

Fontes, L.R., 1982a. Novos táxons e novas combinações nos cupins nasutos geófagos da Região Neotropical (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Revta. bras. Ent. 26(1):99-108.

Fontes, L.R., 1982b. Adaptation of alate and worker mandibles of Neotropical nasute termites to soil-feeding habit. Abstract, p. 405 in Breed, M.D., Michener, C.D. & Evans, H.E. (eds), The Biology of Social Insects, Proc. IX Congress IUSSI, 429 pp.

Fontes, L.R., 1983a. Adaptações das mandíbulas do alado e do operário dos cupins nasutos (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) neotropicais ao regime geófago. Resumo, pp. 187-188, X Congresso Brasileiro de Zoologia.

Fontes, L.R. 1983b. Acréscimos e correções ao "Catálogo dos Isoptera do Novo Mundo". Revta. bras. Ent. 27(2):137-145.

Fontes, L.R., 1985a. A new genus and species of Nasutitermitinae from South America (Isoptera, Termitidae). Revta. bras. Ent. 29(1):135-138.

Fontes, L.R., 1985b. New genera and new species of Nasutitermitinae from the Neotropical region (Isoptera, Termitidae). Revta. bras. Zool. 3(1):7-25.

Fontes, L.R., 1985c. Potentialities of the appearance of the worker gut **in situ** for the identification of Neotropical genera of Apicotermitinae (Isoptera, Termitidae). Annals of Entomology 3(2):1-6.

Fontes, L.R., 1986. Two new genera of soldierless Apicotermitinae from the Neotropical Region (Isoptera, Termitidae). Sociobiology 12(2):285-297.

Fontes, L.R., apêndice 1. Morphology of the alate and worker mandibles of the soil-feeding nasute termites (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) from the Neotropical Region. 31 pp. 73 figs., 3 tabs.

Fontes, L.R., apêndice 2. Morphology of the worker digestive tube of the soil-feeding nasute termites (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) from the Neotropical Region. 19 pp, 113 figs., 1 tab.

Fontes, L.R. & Terra, P.S., 1981. A study on the taxonomy and biology of the Neotropical termite **Nasutitermes aquilinus** (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Revta. bras. Ent. 25(3):171-183.

Grassé, P.-P. & Noirot, C., 1954. **Apicotermes arquieri** (Isoptère): ses constructions, sa biologie. Considérations génerales sur la sous-famille des Apicotermitinae nov. Ann.Sci.Nat.Zool.Biol.Animale 16(11):345-388.

Hare, L., 1937. Termite phylogeny as evidenced by soldier mandible development. Ann. Ent. Soc. Amer. 37(3):459-486.

Hennig, W., 1965. Phylogenetic systematics. Ann. Rev. Ent. 10:97-116.

Hennig, W., 1966. Phylogenetic systematics. Urbana, University of Illinois Press, 263 pp.

Holmgren, N., 1910. Versuch einer Monographie der amerikanische **Eutermes**-Arten. Jahrb. Hamb. wiss. Anst. 27(2):171-325.

Holmgren, N., 1912. Termitenstudien III. Systematik der Termiten. Die Familie Metatermitidae. K. Svenska Vetenska-Akad. Handl.48:1-166.

Johnson, R.A., 1979. Configuration of the digestive tube as an aid to the identification of worker Termitidae (Isoptera).Systematic Entomology 4:31-38.

Kovoor, J., 1959. Anatomie du tractus intestinal dans le genre **Microcerotermes** (Silvestri) (Isoptera, Termitidae) Bull. Soc. Zool. France 84:445-457.

Kovoor, J., 1969. Anatomie comparée du tube digestif des termites. II. Sous-famille des Nasutitermitinae. Insectes Sociaux, Paris, 16(3):195-234.

Kovoor, J., 1971. Anatomie comparée du tube digestif des termites. III. Sous-famille des Macrotermitinae. Insectes Sociaux, Paris, 18(1):49-70.

Krishna, K., 1968. Phylogeny and generic classification of the **Capritermes** complex (Isoptera, Termitidae, Termitinae). Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 138(5):261-324.

Krishna, K., 1970. Taxonomy, phylogeny and distribution of termites, pp. 127-152 in Krishna, K. & Weesner, F.M. (eds), Biology of Termites, vol.2, Academic Press, 643 pp.

Martorell, L.F., 1945. A survey of the forest insects of Puerto Rico, Pts.I-II. J. Agr. Univ. Puerto Rico 29:69-354, 355-608.

Mathews, A.G.A., 1977. Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 267 pp.

Mill, A.E., 1982. Foraging and defensive behaviour in Neotropical termites. PhD Thesis, University of Southampton, England, 264 pp.

Miller, L.R., 1986. The phylogeny of the Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). Sociobiology 11(3):203-214.

Noirot, C. & Kovoor, J., 1958. Anatomie comparée du tube digestif des termites. I. Sous-famille des Termitinae. Insectes Sociaux, Paris, 5:439-471.

Noirot, C. & Noirot-Timothée, C., 1969. The digestive system, pp.49-88 in Krishna, K. & Weesner, F.M. (eds), Biology of termites, vol.1, Academic Press, 598 pp.

Nutting, W.L., Blum, M.S. & Fales, H.M., 1974. Behavior of the North American termite **Tenuirostritermes tenuirostris** with special reference to the soldier frontal gland secretion, its chemical composition and use in defense. Psyche 81(1):167-177.

Prestwich, G.D., 1983. Chemical systematics of termite exocrine secretions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 14:287-311.

Prestwich, G.D., 1984. Defense mechanisms of termites. Ann. Rev. Entomol. 29: 201-232.

Prestwich, G.D. & Collins, M.S., 1981. Chemotaxonomy of **Subulitermes** and **Nasutitermes** termite soldier defense secretions. Evidence against the hypothesis of diphyletic evolution of the Nasutitermitinae. Biochem. Syst. Ecol. 9:83-88.

Quennedey, A., & Deligne, J., 1975. L'arme frontale des soldats de termites. I. Rhinotermitidae. Insectes Sociaux, Paris, 22(3):243-267.

Sands, W.A., 1957. The soldier mandibles of the Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). Insectes Sociaux, Paris, 4(1):13-24.

Sands, W.A., 1965. A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian Region. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Entom., Suppl.4, 172 pp.

Sands, W.A., 1972a. The soldierless termites of Africa (Isoptera, Termitidae).Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Entom., Suppl. 18, 244 pp.

Sands,W.A., 1972b. Problems in attempting to sample tropical subterranean termite populations. Ekologia Polska 20(3):23-31.

Sands, W.A. & Lamb, R.W., 1975. The systematic position of **Kaudernitermes gen. n.** (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) and its relevance to host relationships of termitophilous staphylinid beetles. J. Ent. (B) 44(2):189-200.

Sen-Sarma, P.K., 1968. Phylogenetic relationship of the termite genera of the subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). Oriental Insects, Delhi, 2(1): 1-34.

Silvestri, F., 1903. Contribuzione alla conoscenza dei Termiti e Termitofili dell'America Meridionalli. Redia, Firenzi, 1:1-234.

Snyder, T.E., 1924. A new subgenus of **Nasutitermes** Banks (Isoptera). Proc. Ent. Soc. Washington 26(1):20-24.

Torales, G.J., 1982-1984. Contribución al conocimiento de las termites de Argentina (Pcia. de Corrientes). **Cornitermes cumulans** (Isoptera, Termitidae). Facena 5:97-133.

Watrous, L.E. & Wheeler, Q.D., 1981. The out-group comparison method of character analysis. Syst. Zool. 30(1):1-11.

Weidner, H., 1956. Beitraege zur Kenntnis der Termiten Angolas, hauptsaechlich auf Grund der Sammlungen und Beobachtungen von A. de Barros Machado (I. Beitrag). Publ. Cult. Comp. Diam. de Angola 29:55-105.

Weidner, H., 1966. Betrachtungen zur Evolution der Termiten. Deutsche Ent. Zeits. 13:323-350.

Weesner, F.M., 1970. Termites of the Neartic Region, pp. 477-525 in Krishna, K. & Weesner, F.M. (eds), Biology of Termites, vol.2, Academic Press, 643 pp.

Wolcott, G.N., 1925. A termite attacking seed cane in Haiti. Journ. Econ. Ent. 18(2):422.

Wolcott, G.N., 1936. Insectae Borinquenses. A revised annotated check-list of the insects of Puerto Rico. J. Agr. Univ. Puerto Rico 20(1):45-50.

Wolcott, G.N., 1941. A supplement to "Insectae Borinquenses". J. Agr. Univ. Puerto Rico 25(2):33-158.

Wolcott, G.N., 1948. The insects of Puerto Rico. J. Agr. Univ. Puerto Rico 32:1-224.